
RICHARD J. HALL M.D.


LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY
OF
CALIFORNIA

ANATOMISCHE HEFTE.

REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

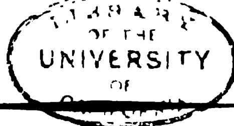
FR. MERKEL UND **R. BONNET**
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GIESSEN.

ERSTE ABTEILUNG

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

VI./VII. HEFT (II. BAND, HEFT III/IV.)

MIT 15 TAFELN.



WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1893.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

Ergebnisse
der
Anatomie und Entwickelungsgeschichte.

Unter Mitwirkung von

K. v. Bardeleben, Jena; D. Barfurth, Dorpat; G. Born, Breslau; Th. Boveri, München; J. Disse, Göttingen; C. Eberth, Halle a/S.; W. Flemming, Kiel; A. Froriep, Tübingen; C. Golgi, Pavia; F. Hermann, Erlangen; F. Hochstetter, Wien; G. v. Kupffer, München; W. Roux, Innsbruck; J. Rückert, München; Ph. Stöhr, Zürich; H. Strahl, Marburg; H. Strasser, Bern

Herausgegeben von

Fr. Merkel in Göttingen und **R. Bonnet** in Giessen.

I. Band: 1891. *Preis: M. 25.—.*

Die Gebiete, welche den Geist des Menschen vorwiegend beschäftigen und dem Denken und Thun der gebildeten Völker ihr Siegel aufdrücken, wechseln. Man kann von einem Zeitalter der Theologie, der Jurisprudenz, der Philosophie und mancher anderer Wissenszweige sprechen und Niemand wird es bestreiten, wenn wir sagen, dass wir augenblicklich im Zeitalter der Naturwissenschaften stehen. Man braucht blos die Worte: Elektricität, Atomtheorie, Spektralanalyse, Darwinismus, Bakteriologie, Zellenlehre auszusprechen, um klar vor Augen zu sehen, dass Jahrtausende dem nichts Ebenbürtiges geleistet haben, was ein kurzes Jahrhundert hervorgebracht hat. Die überreiche Produktion auf allen Gebieten ist der Grund, warum es dem Einzelnen unmöglich wird, auch nur die nächstliegenden Disziplinen zu überschauen und man ist seit lange bestrebt, in Berichten aller Art den naturwissenschaftlich Gebildeten Gelegenheit zu geben, sich rasch und mühelos auch über Gebiete zu unterrichten, welche dem eigenen Arbeitsfeld ferner stehen.

Unter den naturwissenschaftlichen Fächern nimmt die **Anatomie** deshalb einen hohen Rang ein, weil sie die Vermittlerin zwischen den beschreibenden Naturwissenschaften und der praktischen Medizin darstellt, und weil sie den Vertretern dieser beiden Richtungen in gleicher Weise am Herzen liegen muss. Man verdankt ihr den Ausbau der Zellenlehre und damit die Eröffnung eines Verständnisses der Organisation von Tier und Mensch überhaupt. Nachdem die vergangenen Jahrzehnte die Grundlagen geschaffen haben, auf welchen sich die Thatsachen im Lichte der neueren Naturforschung aufbauen sollen, ist die Anatomie augenblicklich damit beschäftigt, die gewonnenen Grundprinzipien und allgemeinen Erfahrungen mit allen Mitteln der ausserordentlich vervollkommneten Technik auf die einzelnen Kapitel anzuwenden und das Verständnis derselben teils zu erweitern, teils überhaupt ganz neu zu begründen. Es nimmt dabei neben der Untersuchung der fertigen Gewebe und Organe die Entwickelungsgeschichte einen breiten Platz ein und die Überzeugung, dass dieselbe nicht allein für ein theoretisches Verständnis des Körperaufbaues, sondern auch für zahlreiche praktische Fragen eine hohe Bedeutung beansprucht, dringt in immer weitere Kreise. Bei der Fülle von Material, welche diese rege und fruchtbringende Thätigkeit zu Tage gefördert hat, darf man es mit Freude begrüssen, dass sich eine Anzahl von bewährten Forschern auf dem Gebiet der Anatomie und Entwickelungsgeschichte vereinigt hat, um Referate herauszugeben, welche es jedem Naturforscher und Arzt möglich machen sollen, geistig an den Fortschritten der Anatomie mitzuarbeiten und sich einen Einblick in Leben und Bewegung derselben zu verschaffen.

Anders als die vorhandenen Jahresberichte, welche nur Register der alljährlich erschienenen Arbeiten mit kurzer Inhaltsangabe darstellen und welchen durchaus keine Konkurrenz gemacht werden soll, werden die neuen Referate über die anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Arbeiten in der Art berichten, dass grössere Fragen, welche einem gewissen Abschluss entgegengeführt sind, oder bei deren Behandlung wichtige und fundamentale Resultate erzielt wurden, in der Form von möglichst übersichtlichen und lesbaren Essays besprochen werden, welche es auch dem, der nicht mitten in der anatomischen Forschung steht, ermöglichen sollen, bedeutungsvolle Fortschritte und wirkliche Leistungen sogleich zu erkennen. Es wird durch diese Zusammenfassungen nach und nach eine Geschichte der einzelnen Abschnitte der anatomischen Wissenschaft entstehen, welche dem Leser, der sich über den Stand und die Entwickelung irgend einer einschlägigen Frage rasch orientieren will, jeder Zeit erschöpfend Auskunft giebt.

Die

Weddas von Ceylon

und die sie

umgebenden Völkerschaften.

Ein Versuch

die in der

Phylogenie des Menschen ruhenden Räthsel

der Lösung näher zu bringen.

Von

Dr. Paul Sarasin und **Dr. Fritz Sarasin.**

Mit in den Text gedruckten Heliogravüren, Holzschnitten, Tabellen und einem Atlas von 84 Tafeln in Heliogravüre und Lithographie.

Als wir im Herbste des Jahres 1883 nach Ceylon uns begaben, wagten wir nicht zu hoffen, dass es uns jemals vergönnt sein könnte, ein grösseres Werk über Forschungen in tropischem Gebiete zu veröffentlichen. Unser Ziel war blos, eine Anzahl von zoologischen Fragen, deren Lösung in Europa unmöglich, weiter fördern zu helfen.

Die ersten acht Monate unseres Aufenthaltes auf Ceylon verbrachten wir in der Nähe von Peradeniya, jenes Ortes, der durch seinen herrlichen botanischen Garten Weltruf erlangt hat. Hier war es vor Allem die räthselhafte Entwicklung der Blindwühle, Ichthyophis glutinosus, deren Erforschung uns mächtig reizte und nach grossen Schwierigkeiten endlich gelang. Auch der Entwicklung verschiedener Mollusken, so namentlich der schönen Helix waltoni, wandten wir dort unsere Aufmerksamkeit zu.

Das Ende des Jahres 1884 verbrachten wir oben auf den Bergen, im Hochthale von Nuwareliya, wegen der anhaltenden Regen fast vollkommen in's Haus gebannt und nach Leydig's Lehrbuch histologische Studien treibend, welche nicht sowohl den Zweck hatten, Neues zu finden, als uns selber in der feineren Histologie zu üben.

Im Jahre 1885 vertauschten wir den Wohnsitz auf den nebelfeuchten Bergen mit dem trockenen und heissen Trincomali an der Ostküste der Insel, an der blauen waldumrahmten Bucht gleichen Namens gelegen. Hier überwältigte uns förmlich der Reichthum der tropischen See an wunderbarem Thierleben. Im Laufe weniger Monate erhielten wir die merkwürdigen Echinothuriden von unseren Tauchern zugetragen, entdeckten die blauen Augenreihen der Diadematiden und fanden die seltsam parasitisch lebenden Schnecken Stilifer und Thyca.

Neben diesen zoologischen Arbeiten stellten wir uns zur Aufgabe, die Insel auch geographisch näher kennen zu lernen und einen Einblick in die Vertheilung ihrer Thier- und Pflanzenwelt zu gewinnen. Eine grosse Reihe von Fussreisen, die oft Monate dauerten, wurden zu diesem Zwecke unternommen.

Auf diesen Reisen war es, dass wir in häufige Berührung mit den Weddas, jenem merkwürdigen kleinen Reste der Urbevölkerung von Ceylon kamen. Wenn auch schon vorher durch das Studium der Literatur, namentlich des Virchow'schen Werkes, unser Interesse auf dieses Volk hingelenkt worden war, so wurde uns doch erst durch die directe Anschauung klar, dass hier ein Stamm von allerhöchster Bedeutung vorliege; seine hinschwindenden Trümmer für die Wissenschaft zu erhalten, musste uns daher als eine heilige Pflicht erscheinen. So begannen wir denn, systematisch die Sache anzugreifen, die verschiedenen, oft weit auseinander liegenden Weddagruppen aufzusuchen, Photographien aufzunehmen, Skelette zu sammeln und, soweit wir es vermochten, in die Sitten und Anschauungen einzudringen. Dass es sich dabei als nothwendig herausstellte, um einen festen Boden für die Vergleichung zu gewinnen, auch die Nachbarstämme der Weddas, die Singhalesen und Tamilen, näher in's Auge zu fassen, ist selbstverständlich.

Im Frühling 1886 kehrten wir nach Europa zurück, und als wir nun unsere wissenschaftlichen Materialien überblickten, schien es uns nicht wohlgethan zu sein, die vielen auf Ceylon bezüglichen Arbeiten in verschiedene Zeitschriften zu vertheilen und unternahmen es daher, von manchen Gelehrten freundlichst hiezu ermuntert, Alles in einem eigenen Reisewerke zu vereinigen. Wir ordneten den Stoff so an, dass wir einen ersten Band für die an wirbellosen Thieren ausgeführten Untersuchungen bestimmten, die Anatomie und Entwickelungsgeschichte der ceylonesischen Blindwühle in einem zweiten folgen liessen und für den Menschen den dritten Band reservierten.

Als wir nach Fertigstellung der beiden ersten Bände im Frühling 1890 die Bearbeitung der Weddas und ihrer Nachbarvölker beginnen wollten, stellten sich in unserem Materiale bald eine grosse Anzahl von Lücken heraus, und so wurde eine zweite Reise nach Ceylon zu den Weddas nothwendig, welche ganz speciell den Zweck hatte, das auf der ersten Reise Versäumte nachzuholen. Da die zu lösenden Aufgaben klar gestellt waren, so konnte in wenigen Monaten unser Zweck erreicht werden.

Die drei Bände, welche heute fertig vorliegen, sind, wenn wir Alles zusammennehmen, das Resultat nahezu zehnjähriger Doppelarbeit, sie stellen also die Frucht eines starken Theils unseres Lebens dar. Vieler Mängel, die daran haften, sind wir uns wohl bewusst; aber dennoch leben wir der Hoffnung, dass die Arbeit, welche wir von Anfang bis Ende mit Begeisterung und nach bestem Können durchgeführt, für die Wissenschaft nicht ohne Nutzen bleiben möge. Der höchste Erfolg aber würde uns der sein, wenn durch unsere Ergebnisse angeregt, andere Forscher in die Welt hinauszögen und mit stärkeren Kräften, als die uns zur Verfügung standen, der Lösung zoologischer Probleme sich widmen und weitere dem Untergang geweihte Naturvölker der Wissenschaft erhalten sollten.

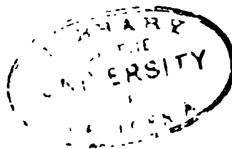
Der Preis der drei ersten Lieferungen beträgt je 24 Mark.

ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG:

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

II. BAND (IV., V., VI./VII. HEFT.)



Bevor noch das von mir auf der Anatomenversammlung zu Wien erstattete Referat „über das entwickelungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies“ im Druck vorlag, sind bereits mehrere weitere bezügliche Publikationen erschienen: ein erfreuliches Zeugnis von dem wachsenden Interesse an dem Gegenstand.

Es sind experimentelle Untersuchungen von H. Driesch (1) und Edmund B. Wilson (2) sowie zwei theoretische Abhandlungen O. Hertwigs (3 und 4).

Aus diesen Publikationen geht hervor, dass eine Auffassung an Boden gewinnt, der ich nicht zustimmen kann.

Ich nehme daher Veranlassung, diese neueren Arbeiten nachstehend zu besprechen, um die ihnen meiner Meinung nach zukommende Bedeutung darzulegen.

Zugleich möchte ich einige Punkte meiner früheren bezüglichen Erörterungen, die irrtümlich interpretiert worden sind, ausführlicher darstellen und die neuerdings von einem der genannten Autoren gemachte Unterstellung, dass von mir ein Anteil gestaltender Wechselwirkungen an der Ontogenese in Abrede gestellt worden sei, ergänzend noch weiterhin widerlegen, als es schon in dem erwähnten Referate gegen die gleiche Unterstellung O. Hertwig's geschehen ist.

Zu letzterem Zwecke citiere ich zunächst die Thesen meiner Habilitation als Privatdozent; dieselben lauteten: (5)

1. „Die Leber hat und braucht keine selbständige äussere Gestalt."

2. Die acinöse Gliederung der Leber ist in ihrer Anordnung und Gestaltung durch die Blutgefässe bedingt."

3. Die Leber der Säugetiere durchläuft in ihrer embryonalen Entwickelung ein Stadium, in welchem sie in allen wesentlichen (gestaltlichen) Eigenschaften der des Ammocötes gleicht.

4. Die Venen verlaufen im allgemeinen an den Stellen geringsten Druckes.

5. Die Gestalt und Richtung des Lumens der Blutgefässe an den Verästelungsstellen wird durch die Wirkung der hämodynamischen Kräfte bestimmt.

Von diesen fünf Thesen haben also vier gestaltende Wirkungen von Teilen des Organismus auf einander zum Gegenstand.

Meine Antrittsvorlesung handelte:

„Über die gestaltenden Korrelationen im tierischen Organismus."

Der Inhalt derselben wurde grösstenteils in das 4. Kapitel meiner Schrift: „Der Kampf der Teile im Organismus" aufgenommen, welche die gestaltenden- und qualitativ differenzierenden Korrelationen ausführlicher erörtert.

Auch in der Einleitung zu meinen Beiträgen zur Entwickelungsmechanik (6) habe ich die gestaltenden Korrelationen nochmals kurz behandelt; und ausserdem mehrere Spezialuntersuchungen (7) über solche publiziert.

Meine biologischen Untersuchungen gingen also von gestaltenden Korrelationen, welche die Teile des Organismus auf einander ausüben, aus; und ich habe keine Veranlassung gehabt, die in diesen Schriften vertretenen Auffassungen zu verwerfen.

Alle diese Untersuchungen und Erörterungen behandeln nur spätere Stadien der individuellen Entwickelung.

Eine andere Reihe von Untersuchungen, welche sich auf frühere, ja auf die frühesten Vorgänge der individuellen Entwickelung beziehen, liess Wirkungen eines entgegengesetzten Entwickelungsprinzipes, das ich als das der „Selbstdifferenzierung" bezeichnete, in den Vordergrund treten.

Unter „Selbstdifferenzierung" in der Entwickelung eines Organismus verstehe ich, dass eine Veränderung oder eine ganze Folge von Veränderungen dieses Organismus, resp. von Teilen desselben, sich durch gestaltende oder qualitativ differenzierende Energien vollzieht, welche in dem veränderten Ganzen, resp. in dem veränderten Teile selber gelegen sind.

Entsteht ein Ganzes aus mehreren oder vielen sich selbstständig differenzierenden Teilen, so wird es, ähnlich einer Mosaik, aus einzelnen für sich gebildeten Teilen zusammengesetzt; diese Art der Bildung habe ich als „Mosaikarbeit" bezeichnet.

Die Selbstdifferenzierung steht also der abhängigen oder korrelativen Differenzierung gegenüber; letztere findet statt, wenn, resp. soweit bei der Gestaltung oder qualitativen Veränderung eines Gebildes ausserhalb desselben gelegene differenzierende Ursachen mitwirken.

Die Unterscheidung dieser beiden Entwickelungsweisen gründet sich somit allein auf den Sitz der differenzierenden, im Speziellen also der die spezifische Natur sowie die Örtlichkeit und Zeit der Gestaltungen oder qualitativen Veränderungen bestimmenden Ursachen, nicht aber auf den Sitz der Quelle der bloss als Vorbedingung zu diesen Veränderungen etwa nötigen Spannkräfte oder lebendigen Kraft. Dieser bleibt hierbei absichtlich ausser Betracht, um die Behandlung der Probleme zu erleichtern und die Bezeichnungen zu vereinfachen; auch ist es für das Wesen der Entwickelungsvorgänge, dessen Ermittelung unsere Hauptaufgabe ist, von untergeordneter Bedeutung, ob die

zu den spezifischen Veränderungen zwar nötigen aber *nicht die spezifische Natur und auch nicht Ort und Zeit der Entwickelungsvorgänge bestimmenden Kräfte* in dem veränderten Teile selber, z. B. als Nahrungsdotter aufgespeichert sind oder, wie gewöhnlich der Sauerstoff, das Licht und die Wärme, von aussen her zugeführt werden; wohl aber kann auf einem weiteren Stadium unserer Kenntnisse die stete Berücksichtigung dieses Momentes von grosser, insbesondere auch von praktischer Bedeutung werden.

Um Irrtümern vorzubeugen ist stets gegenwärtig zu halten, dass es *Selbstdifferenzierung im analytischen Sinne, also in Bezug auf das Entwickelungsgeschehen selber, auf die Veränderung bloss des gerade veränderten Teiles nicht giebt und nicht geben kann*, da entsprechend dem Beharrungsgesetz nichts von selber seinen Zustand zu verändern vermag.

Die Entwickelung besteht also ihrem Wesen nach in Wechselwirkungen, in gegenseitigen Beeinflussungen, was ich in der Einleitung zu meinen Beiträgen zur Entwickelungsmechanik zu erwähnen nicht unterlassen habe.

Nur indem auf das Eine ein Zweites einwirkt, kann eine Veränderung an ihm hervorgebracht werden. Betrachten wir das eine für sich, so ist die Veränderung desselben abhängige Differenzierung; betrachten wir beide Teile als *ein* System, so ist diese Veränderung Selbstdifferenzierung dieses Systemes, wobei von der vorausgegangenen, vielleicht äusseren Ursache abgesehen wird, welche den zweiten Teil plötzlich in die Lage brachte, auf den ersten wirken zu können.

Die Verwendung dieser Bezeichnungen hat also im rein dynamischen Sinne nur sehr untergeordneten Wert, denn sie bezeichnet im Grunde bloss willkürliche Arten unserer Betrachtung und beruht zudem auf der ausschliesslichen Berücksichtigung

der gestaltenden oder qualitativ differenzierenden Ursachen; aber gleichwohl hat es Wert für unsere Erkenntnis zu ermitteln, ob, resp. wie weit ein bestimmt abgegrenztes Gebilde z. B. ein Organ, ein Keimblatt, ein ganzer Organkomplex seine Gestalt resp. Beschaffenheit in ihm selber liegenden oder äusseren gestaltenden Ursachen verdankt.

Das reife Ei ist ein Mechanismus, der bloss einer einmaligen äusseren Einwirkung (der Befruchtung) bedarf, um dann, wie ich gezeigt habe (24), aus in ihm selber liegenden Gestaltungsursachen eine grosse Anzahl von typischen Veränderungen in typischer Reihenfolge sich abspielen zu lassen, so dass die nach dieser Einwirkung vor sich gehenden Veränderungen in ihrer Gesamtheit als Selbstdifferenzierungen des Eies bezeichnet werden können. Durch was für ein Moment bei der Parthenogenese die Entwickelung veranlasst wird, wissen wir nicht; wir dürfen uns diese Ursachen aber äusserst einfach, vielleicht als blosse Auslösung vorstellen, ähnlich der einmaligen Anzündung eines lang dauernden wechselvollen Feuerwerkes, ohne deshalb die spezielle Einrichtung des Eies mit derjenigen eines Feuerwerkes in Parallele stellen zu wollen.

Obgleich also die Selbstdifferenzierung kein aktives, sondern bloss ein topographisches Prinzip ist, wird uns der Nachweis seines speziellen Anteiles an der normalen Ontogenese gleichwohl ein nicht zu unterschätzendes Maass von erster Einsicht in die Entwickelungsvorgänge gewähren; und ausserdem wird uns dasselbe als Hilfsprinzip für die erste entwickelungsmechanische Forschung äusserst dienlich sein. Ich habe daher nicht ohne besonderen Grund es allgemein als die erste Aufgabe entwickelungsmechanischer Forschungen bezeichnet (6), zunächst stets den Anteil jedes der beiden genannten, im erörterten Sinne einander entgegengesetzten Prinzipien an der formalen oder qualitativen Veränderung jedes der entwickelungsmechanischen Untersuchung unterworfenen Gebildes oder Teiles festzustellen.

Darin sehe ich den Weg, der uns eine erhebliche Strecke weit stetig und direkt unserem Ziele zuführt. Und die nachstehend zu erörternden Differenzen der Auffassungen beziehen sich wesentlich auf diese Frage.

„Der Ausfall der Antwort über unsere Alternative (scil. Selbstdifferenzierung oder abhängige Differenzierung) wird für die Auffassung mehrerer fundamentaler Fragen von bestimmender Bedeutung sein:

„Es erhellt zunächst, dass, wenn viele Teile des Eies sich rein aus den eigenen, in ihnen selber liegenden gestaltenden Kräften differenzieren, und auf diese Weise die spätere grosse Mannigfaltigkeit entsteht, dass alsdann das Ei schon von vornherein aus entsprechend vielen verschiedenen Teilen zusammengesetzt sein muss, dass die Entwickelung also wesentlich Metamorphose von Mannigfaltigkeit, Evolution in unserem Sinne ist, trotz der formalen Epigenesis C. F. Wolffs; ferner dass bei der Furchung, welche das Material nicht bloss zerkleinert, sondern wesentlich zugleich auch in gewissem Masse fest lokalisiert, diese differenten Materialien zugleich in einer der späteren Entwickelung entsprechenden Weise geordnet werden müssen, was nur durch bestimmte qualitative Sonderung bei der Zellteilung in der nach einem typischen Schema verlaufenden Furchung möglich erscheint. Damit werden die kausalen Bedingungen der Entwickelung vorzugsweise in das Molekulargeschehen verlegt und entziehen sich vorderhand grossenteils unserer weiteren Erforschung. Das ganze gefurchte Ei ist alsdann vielleicht bloss die Summe dieser selbständigen Teile, und es findet während der Periode dieser selbständigen Differenzierung der Teile kein einheitliches Zusammenwirken zu einem Ganzen statt; daher kann dann auch das Ganze keinen regulierenden, gestaltenden Einfluss auf die Teile ausüben. W. His' Prinzip der „organbildenden Keimbezirke" erhält dann neben seiner deskriptiven zugleich auch eine einfache kausale Bedeutung und lässt sich

in dieser Bedeutung zurück bis auf das eben befruchtete, vielleicht zum Teil auch noch auf das unbefruchtete Ei ausdehnen. Die Doppelbildungen müssen zur Zeit der ersten Furchungen schon angelegt werden.

„Wenn dagegen die Entwickelung wesentlich durch Wechselwirkung aller oder vieler Teile vor sich geht, so braucht umgekehrt das befruchtete Ei nur aus wenigen verschiedenen Teilen zu bestehen, welche durch wechselndes Zusammenwirken nach und nach grosse Komplikationen schaffen. Die Entwickelung ist dann wesentlich Produktion von Mannigfaltigkeit, Epigenesis in unserem Sinne. Es findet ein wechselseitiges Zusammenwirken der Teile zu einem Ganzen statt, wobei ein regulierender Einfluss von dem Ganzen auf die Teile rückwärts ausgeübt werden kann; und uns ist in der Feststellung dieser Korrelationen ein reiches Feld mit den Mitteln der Zeit in angriffnehmbarer Forschung gegeben. His' Prinzip der organbildenden Keimbezirke hat dagegen dann nur insofern eine kausale Bedeutung, als es die Orte der Resultantenbildung mannigfacher Wechselwirkungen bezeichnet; und es ist von nur untergeordnetem Werte, diese Orte schon vor der Zeit des Eintrittes dieser Wirkungen auf das noch indifferente Keimmaterial des ungeteilten oder unbefruchteten Eies zu projizieren. Die Doppelbildungen können alsdann vielleicht noch zu einer Zeit angelegt werden, in welcher durch Korrelation die Differenzierung der Achsenorgane stattfindet.

„Desgleichen wird unsere Auffassung von dem speziellen Wesen der Befruchtung und von der Art der Anteilnahme des Samens und des Eies an der Bildung des Embryo, sowie rückwärts folgernd auch die Auffassung des speziellen Mechanismus der Vererbung von dem Ausfall der Antwort auf diese Frage bestimmt werden; und wir können über diese Probleme wohl überhaupt nur von diesem Punkte aus allmählich eine gewisse Sicherheit erlangen.

„Schliesslich aber können Selbstdifferenzierung und abhängige Differenzierung der Teile und damit Evolution und Epigenesis sich, wie im anorganischen Geschehen, in mannigfachem Zusammenwirken kombinieren; und es wird dann unsere Aufgabe sein, bei der Deutung unserer Beobachtungen doppelte Vorsicht und doppelten Scharfsinn aufzuwenden, um die Anteile jedes beider Prinzipien richtig von einander zu sondern.“

In diesen der Einleitung zu meinen Beiträgen zur Entwickelungsmechanik entnommenen Worten habe ich mich wohl nicht vorzugsweise oder gar ausschliesslich für die Selbstdifferenzierung ausgesprochen, insbesondere nicht für das Vorhandensein vieler Qualitäten im Dotter des unbefruchteten Eies. Sondern es erhellt, dass von mir von vornherein die verschiedenen Möglichkeiten gleichmässig in Erwägung gezogen worden sind; ein Verhalten, von dem ich in den Arbeiten O. Hertwig's keine sicheren Anzeichen finde. Erst auf Grund der besonderen Erwägung bereits bekannter und der eigenen Ermittelung neuer Thatsachen habe ich mich darnach über den wirklichen Anteil der Selbstdifferenzierung geäussert und mich dabei den vorliegenden Thatsachen angeschmiegt und nahe liegende aber vorzeitige Verallgemeinerungen unterlassen, da es mir darum zu thun ist, dass zunächst ein möglicht solides Fundament für das einstige Gebäude der Entwickelungsmechanik gelegt werde.

Von den in dem erwähnten Wiener Referat ausführlich erörterten Thatsachen, welche für Selbstdifferenzierung sprechen, seien hier bloss die wesentlichsten kurz mitgeteilt.

Nach Defekten am gefurchten Ei erhielt ich cirkumskripte Defekte am Embryo (6). Nach Tötung einer der beiden ersten Furchungskugeln (8) entwickelte sich die überlebende andere Furchungskugel zu einem halben linken oder rechten Embryo mit bloss einem Medullarwulst, einem Ohrbläschen etc.; die operierte Eihälfte kann dabei unverändert bleiben oder sich zer-

setzen; entsprechende mikroskopische Präparate wurden dem Anatomen-Kongress demonstriert. Manchmal schon auf der Semigastrulastufe, gewöhnlich erst auf der Hemiembryostufe begann eine „Postgeneration" d. h. eine nachträgliche Bildung der noch nicht gebildet gewesenen fehlenden Hälfte des Embryo ohne Benutzung des Materiales der getöteten Eihälfte. Findet Benutzung des Materiales der getöteten Eihälfte statt, so beginnt die Postgeneration meist viel früher.

Ich hatte ferner beobachtet, dass die vier ersten Furchungszellen des Froscheies sich jede für sich zu einer Viertelgastrula, und je zwei dieser vier Zellen sich noch weiter zu einem rechten oder linken, vorderen oder hinteren halben Embryo zu entwickeln vermögen. Dies Ergebnis habe ich in die Worte gefasst: „Die Entwickelung der Froschgastrula und des zunächst daraus hervorgehenden Embryo ist von der zweiten Furchung an eine Mosaikarbeit, und zwar aus mindestens vier vertikalen, sich selbständig entwickelnden Stücken."

Für die Zellen des Achtzellenstadiums habe ich angegeben (31), dass sie die Gastrulation nicht mehr in den groben Formverhältnissen richtig zu vollziehen vermögen.

Chabry (9) machte entsprechende Befunde an Ascidieneiern; doch fand die hier stets ohne Benutzung der operierten Eihälfte verlaufende und nur unvollkommene Postgeneration früher als beim Frosche statt.

C. Fiedler (10) sah aus einer der beiden ersten Furchungskugeln des Seeigeleies eine Semimorula und Semiblastula in Form einer halben hohlen Kugelschale hervorgehen. H. Driesch (11) fand am gleichen Material dasselbe; sah dann aber weiterhin, dass die Semimorula oder Semiblastula ihren Defektrand zusammenschloss und einen ganzen, normal gestalteten, aber entsprechend kleineren Pluteus bildete.

Chun (12) sah aus halben Ctenophoren-Eiern je eine halbe

Larve hervorgehen, welche erst nach der Geschlechtsreife die fehlende Hälfte postgenerierte.

Alle Experimentatoren haben also aus dem halben Ei zuerst eine typische Halbbildung erhalten; und beim Froschei liess sich von vornherein bestimmen, ob eine rechte oder linke Embryohälfte entstehen werde. Eine Verschiedenheit bekundete sich nur darin, dass bei Fröschen und Cölenteraten erst auf einer späteren Stufe als bei Ascidien und Echinodermen die Postgeneration begann. Die Ursache dieses Unterschiedes erblicken Chun und ich in dem grösseren Dotterreichtum der ersteren Eier als der letzteren.

Es ist ferner an die von P. Eckhart (21) beschriebene Kalbsmissbildung eines Hemitherium anterius zu erinnern, welche äusserlich genau die vordere, wie mit dem Messer abgeschnittene Hälfte eines fast ausgetragenen Kalbes darstellte, während das Amnion an dem äusseren Defektrand entsprang und der Darmtraktus wenig mehr als die Hälfte darbot. Diese seltene Form von Missbildungen, die Hemitheria anterior[1]) bekundet, dass, obwohl die der hinteren Körperhälfte entsprechenden ersten Furchungszellen zu Grunde gegangen sind, die vorderen, von untergeordneten Störungen abgesehen, sich normal entwickeln können, ohne dass eine ergänzende Postgeneration einzutreten braucht oder eingetreten wäre; und der vorliegende

1) Diesen Namen hatte ich der von mir aufbewahrten Missbildung auf der Etiquette beigelegt, um diesen hohen Grad der Fortentwickelung einer Halbbildung als solcher zu unterscheiden von den von mir künstlich hervorgebrachten Hemiembryonen des Frosches, welche immer schon auf früher Entwickelungsstufe durch Postgeneration als Halbbildungen zu existieren aufhörten. Der an sich bezeichnende Ausdruck hat jedoch den Nachteil, dass er bei der Aussprache nicht von den Hemiterien, halb Missgebildeten Js. Geoffroy-Saint Hilaire's zu unterscheiden ist; doch glaubte ich, dass dies bei der vollkommen verschiedenen Bedeutung beider Ausdrücke nicht zu Missverständnissen Anlass geben werde. Eckhardt hat dann bei seiner Beschreibung den Namen von der Etiquette ohne Kenntnis des Autors und seiner Gründe in Verwendung gezogen.

Fall zeigt, dass, offenbar erst in viel späterer Zeit, als bei den Froschembryonen die vollkommene Postgeneration einsetzt, hier eine unvollkommene Postgeneration eines Stückes des Darmrohres stattgehabt hat. Es gehören vielleicht auch einige Formen des Acardius, welche gleichfalls hochentwickelte Teilbildungen von Säugetieren und Menschen darstellen, hierher; so der typische Acephalus dipus und manche Acormi, wie sie vielfach beschrieben worden sind. Wenn bei so abgegrenzten Defekten wie diesen auch die Zurückprojizierung auf das gefurchte Ei schwieriger ist, besonders auch, weil offenbar erheblicher nachträglicher Schwund von gebildet gewesenen Teilen stattgefunden hat, und die Entstehungsursache als später wirkend anzunehmen ist, so beweisen sie doch gleichfalls eine hohe Selbstdifferenzierungsfähigkeit von embryonalen Teilen und zugleich wieder den Mangel an Postgenerationsfähigkeit der Säuger in diesen speziellen Fällen und damit die beschränkte gestaltende Potenz der erhaltenen Furchungszellen und deren Nachkommen entgegen den Auffassungen Driesch's und O. Hertwig's. Ich habe früher bereits (6) auf eine bezügliche Äusserung Panum's, dass die in Rede stehenden Missbildungen „dem Begriffe eines Organismus nicht entsprechen" und auf die Verallgemeinerung F. Marchand's (32), dass schon der normale Embryo in seinen früheren Stadien dem Begriffe eines Organismus nicht entspricht, hingewiesen. Ferner wurde zugleich die bezügliche Bedeutung der von W. Zahn entdeckten, von S. Leopold und E. Fischer weiterhin verfolgten selbständigen Weiterentwickelung transplantierter embryonaler Organe, sowie der Nebenmilzen und Nebenlebern und der Geschwülste, insbesondere der zahntragenden Dermoidcystome erörtert und bereits folgender Schluss abgeleitet:

„Wir ersehen aus den angeführten Beispielen, dass viele Teile des Embryo unter günstigen Ernährungsumständen sich unabhängig von ihrer näheren oder ferneren Umgebung geweblich und formal zu differenzieren vermögen, und dass dies

zum Teil sogar in annähernd normaler Weise geschehen kann. Daraus geht hervor, dass die Differenzierung dieser Teile an sich nicht eine Funktion der Wechselwirkung zwischen ihnen und den anderen Teilen ist. Also eine gewisse gewebliche und formale Selbstdifferenzierung vieler Teile des sich entwickelten Eies ist sicher vorhanden. Ich werde durch besondere Spezialuntersuchungen im einzelnen feststellen suchen, welche kleinsten Teile sie betrifft, in welcher Periode der Entwickelung sie anfängt, wie weit sie geht, und ob Komplexe dieser kleinsten Teile sich wiederum weiter zu differenzieren vermögen als die einzelnen Teile für sich.“

Darauf habe ich die formale Selbstdifferenzierung und die qualitative Selbstdifferenzierung des weiteren erörtet. Ich sehe jedoch von weiteren Selbstcitaten ab, denn es ist schliesslich einfacher und auf die Dauer doch nicht ganz zu umgehen, dass die Herren, welche über die von mir behandelten Probleme sich äussern und zu meinen Auffassungen Stellung nehmen wollen, zum Äussersten greifen und meine bezüglichen Arbeiten derart lesen müssen, dass sie von ihrem Inhalte Kenntnis haben.

In der Entwickelung eines halben Embryo aus dem halben Ei bekundet sich, dass in diesem halben Ei nicht bloss das Material, sondern auch die differenzierenden gestaltenden Kräfte zur Bildung der betreffenden Körperhälfte enthalten sind; dass die Entwickelung derselben also von der anderen Eihälfte unabhängig, also Selbstdifferenzierung ist. Weiterhin bekundet sich, dass bei diesen Eiern die durch die Befruchtung aktivierten Energien jeder der ersten beiden Furchungskugeln und ihrer Derivate bloss auf die Bildung eines halben Individuums eingestellt sind; dass dagegen die Energien zur Postgeneration des Fehlenden zwar potentiell vorhanden und durch die Befruchtung in die Möglichkeit gebracht sind, zur Thätigkeit veranlasst werden zu können,

dass aber zu dieser Aktivierung derselben erst noch ein besonderes Moment, eine Störung, nötig ist; und dass der Auslösung oder der ersten erkennbaren Bethätigung derselben ein bei verschieden beschaffenen Eiern verschieden lang dauerndes Stadium der latenten Reizung oder der latenten Thätigkeit vorausgeht. Diesem Stadium haben wir es zu verdanken, dass wir überhaupt zweierlei Entwickelungsarten, eine normale, direkte und eine indirekte, postgenerative s. regenerative zu unterscheiden vermögen. Erstere vollzieht sich eine Strecke weit unter Selbstdifferenzierung der ersten Furchungszellen und des Komplexes der Derivate jeder derselben; letztere setzt tiefgehende Korrelationen dadurch voraus, dass gerade die zu einem typischen, aber zur Zeit nicht bestehenden, mehr oder weniger weit entwickelten Ganzen fehlenden Teile nachgebildet werden.

Würde die Postgeneration sofort nach der Isolierung einer der zwei oder vier ersten Furchungszellen einsetzen, und somit das Ei auf dieser niedersten Entwickelungsstufe schon aus dem Stadium des bloss potentiellen Ganzen zum aktuellen Ganzen erhoben worden sein, so hätten wir das Selbstdifferenzierungsvermögen jeder dieser Zellen zu einem entsprechenden Stück des Embryo gar nicht zu erkennen vermocht, sondern wir würden geschlossen haben, dass die vier ersten Furchungszellen aktuell (statt bloss potentiell) einander gleich seien.

In diese Lage wären wir gekommen, wenn die neuen Versuche von Edmund Wilson (2) an Amphioxus die ersten in dieser Sache gewesen wären; und wir hätten darin verweilen müssen, bis bei einer Tierklasse das oben erwähnte Verhalten beobachtet worden wäre.

Wilson sah nach Isolierung einer der beiden oder einer der vier ersten Furchungszellen des Amphioxuseies diese Zelle sich teilen wie eine ganze Eizelle und direkt eine voll-

kommene, aber entsprechend kleinere Gastrula bilden. Hier ist also das Latenzstadium für die erkennbare Aktivierung der Kräfte zur Ergänzung so gering, dass wir nicht zweierlei Entwickelungsmodi erkennen können; auch kann die Postgeneration hier anscheinend sehr einfach vor sich gehen. Wenn die Aktivierung der potentiellen Energien zur Herstellung einer Ganzbildung hier wirklich sogleich nach dem ersten äusserlich sichtbaren Schritt der normalen Entwickelung, nach der ersten Furchung stattfindet, wäre es gewiss das Einfachste, dass aus dem inaktiven Idioplasson sogleich die der fehlenden aktuellen Körperhälfte entsprechenden potentiellen Idioplassonteile kinetisiert und so das aktuelle Ei kompletiert würde. Bezüglich einer Furchungszelle des Achtzellenstadiums beobachtete Wilson am Amphioxusei, wie ich am Froschei, dass sie unfähig ist, eine Gastrula zu erzeugen; also ist ihr Postgenerationsvermögen ein unvollkommenes und die potentielle Totipotenz der Zellen des Vierzellenstadiums hier anscheinend schon zu Ende.

In der Bethätigung ihres Vermögens zur **direkten** Entwickelung erweist sich jede der ersten Furchungszellen des Frosches, der Ascidie, des Seeigels und der Ctenophoren von der andern spezifisch verschieden; denn jede liefert für sich ein besonderes Stück der Blastula resp. der Gastrula und des zunächst aus ihr hervorgehenden Embryo; in der Bethätigung ihres Vermögens zur Postgeneration dagegen zeigen sich die vier ersten Furchungszellen gleich vermögend und zwar totipotent. So weit diese beiderlei besonderen Leistungen an besonderes Material gebunden sind, werden (worauf ich schon in meiner ersten bezüglichen Arbeit hingewiesen habe) wir also annehmen müssen, dass dasjenige Material (Idioplasson) der Furchungszellen, welches die **direkte** Entwickelung desselben veranlasst, in den verschiedenen Zellen spezifisch verschieden ist, während dasjenige Material, durch dessen Thätig-

keit die **Postgeneration** verursacht wird, in den vier ersten Furchungszellen gleich vermögend und zwar totipotent ist. Als das Depot des Idioplasson sehen wir den Kern an, von welchem aus aber dasselbe vielleicht nach Bedarf in den Zellleib übertritt. Das durch die Befruchtung aktivierte Idioplasson der direkten Entwickelung wird also durch die Furchung qualitativ ungleich, das nicht aktivierte Material der Post- und Regeneration zunächst qualitativ gleich geteilt. Ob wirklich mit dem Achtzellenstadium diese letztere Gleichheit zu Ende ist, bedarf wohl noch der weiteren Untersuchung, um eine Hemmung der Entwickelung dieser Zellen durch Schädigung mit Sicherheit ausschliessen zu können. Es läge nahe zu vermuten, dass diese Ungleichheit in der Scheidung des Post- und Regenerationsmateriales erst mit der Scheidung des Materiales der Keimblätter von einander einträte, und dass dann noch eine Zeitlang innerhalb jedes Blattes das Regenerationsmaterial wieder gleich geteilt würde, so dass durch die Zusammenwirkung beliebiger, im Embryo oder vollentwickeltem Tiere (z. B. Hydra) neben einander liegender Stücke der beiden primären oder auch der drei resp. vier Blätter noch das Ganze regeneriert werden könnte. Die Möglichkeit solchen Zusammenwirkens von Zellen mehrerer Keimblätter würde auf bestimmte Arten der Entwickelungsmechanismen hinweisen.

Durch die Befruchtung werden also nach meiner Auffassung zunächst kinetische Energieen der direkten Entwickelung produziert oder ausgelöst. Durch Defekt oder vielleicht auch durch Alteration der Anordnung der Teile wird, früher oder später, Aktivierung der bisher bloss potentiellen Energieen der Post- und Regeneration veranlasst; letzteres geschieht auch noch nach dem sogenannten Abschlusse der Entwickelung beim Erwachsenen; aber bei den höheren Tieren alsdann nur in sehr geringem Grade. Es würde als ein Beweis der Richtigkeit meiner Auffassung ge-

deutet werden können, wenn man an den von einander getrennten Blastomeren des durchscheinenden zweigeteilten Amphioxuseies nach der Trennung sehen könnte, dass ein Teil des Kernes an der nächsten Mitose unbeteiligt bliebe, also wohl derjenige, der das Material zur direkten Entwickelung der erhaltenen Körperhälfte darstellt, während bloss das Post- und Regenerationsplasson sich teilte, und wenn dann bei der weiteren nächsten Teilung der so gebildete, anfänglich chromatinarme Kern ebenso viel und ebenso grosse und dicke Schleifen bildete als der der anderen Zelle. Doch das ist bloss eine dem gegenwärtigen Stande unserer Auffassung angepasste Vorstellungsweise.

Das die Regeneration auslösende Moment braucht nicht bloss wirklicher Defekt zu sein; sondern in ähnlicher Weise kann anscheinend auch eine Störung der normalen Anordnung der Zellen wirken; wobei man allerdings annehmen kann, dass dadurch viele Zellen ihrer normalen Nachbarschaft beraubt werden, so dass also von mir so genannte Unterbrechungsflächen vorhanden sind, selbst wenn schon andere Zellen den Platz der verdrängten vollkommen eingenommen haben und infolgedessen keine Spalten mehr bestehen. Aber selbst ein noch viel geringerer Grad von Störung der Anordnung, bei welchem keine Zelle mit ihrer normalen Nachbarschaft fremden Zellen in Berührung zu kommen braucht, kann schon Re- resp. Postgeneration auslösen. Das geht, wie mir scheint, aus Versuchen Driesch's und Wilson's hervor, in denen aus Seeigel- und Amphioxuseiern, welche während der ersten Furchung geschüttelt und dabei statt zerteilt, bloss rechtwinkelig zur normalen Teilungsebene stark gedehnt worden waren, Doppelindividuen entstanden. Eine ähnliche Bedeutung haben wohl auch die Beobachtungen Trembley's und Nussbaum's (14), dass umgestülpte Hydren, welche auf einer durchgesteckten Borste fixiert waren, gewöhnlich zweiköpfige Hydren lieferten.

Von der Regeneration mancher Protozoen z. B. Stentor,

Stylonichia, Vorticellinen und Metazoen (Naïdeen), welche schon vor der Selbstteilung dieser Tiere stattfindet, muss es zunächst zweifelhaft sein, wie weit sie etwa durch eine eventuelle geringe Streckung und Einschnürung also doch durch Alteration der Lage der Teile ausgelöst wird, oder wie weit hier noch besondere, die vorzeitige Regeneration auslösende Momente vorhanden sind.

Gehen wir nun zur Besprechung der neueren Publikation H. Driesch's (1) über. Dieser Autor vernachlässigt neuerdings nach dem Vorgange O. Hertwigs (13) die von Fiedler (10) und von ihm selber (11) festgestellte Thatsache, dass oft aus dem halben Seeigelei zunächst eine deutliche halbe Morula und halbe Blastula in Form einer halben Hohlkugel entsteht. Er folgert, ohne noch von Wilson's Ergebnissen Kenntnis zu haben, bereits aus der darauffolgenden Bildung eines normal gebauten ganzen Pluteus, „den omnipotenten Charakter der Furchungszellen" und stellt die Sätze auf: „dass die Furchung ein gleichartiges indifferentes Material liefert, von dem jedes Element, wenn isoliert, den ganzen Organismus liefern kann". „Ein völlig unbekanntes Korrelationsprinzip beherrscht die Formbildung."

Vielleicht hat ihn zu dieser Vernachlässigung der Semimorula die gleichfalls am Seeigelei von ihm, wie früher von mir am Froschei beobachtete Thatsache veranlasst, dass nicht selten statt der hohlen Halbkugel ein solider, beim Seeigel rundlicher Zellhaufen gebildet wird. Diesem soliden rundlichen Zellhaufen können wir aber nicht ansehen, ob er der Ausdruck davon ist, dass die kinetische Energie in diesen Fällen von der Isolierung der Furchungszellen an auf die Bildung eines Ganzen eingestellt war, oder ob seine Entstehung nicht bloss auf Störung der auf die Produktion einer hohlen Halbkugel, einer richtigen Semimorula gerichteten Kräfte beruht. Selbst wenn erstere Annahme richtig wäre, was ich aber bezweifle, so würde infolge des neben diesen Fällen sicher konstatierten Entstehens von

wirklichen Halbbildungen aus einem halben Ei bloss geschlossen werden dürfen, dass die bereits für verschiedene Tierklassen festgestellten Ungleichheiten in der Geschwindigkeit der Auslösung und Bethätigung der Postgenerationsmechanismen auch schon bei ein und derselben Art vorkommen können.

Driesch legt bei seinen Folgerungen besonderen Wert darauf, dass das vorhandene Material, welches während der Furchung eine offene halbe Hohlkugel ist, sich einfach durch Zusammenlegung seiner Ränder zu einer ganzen Blastula schliesst, ohne dass das fehlende Furchungsmaterial etwa durch Zellenknospung ergänzt wird. Er folgert: „Von Regeneration ist keine Rede.“

Diese Folgerung halte ich nicht für richtig.

Trembley giebt an, dass die Ränder der beiden Teile einer der Länge nach halbierten Hydra binnen einer Stunde verwachsen. Nussbaum (14) nimmt an, dass dabei die Zellen amöboid werden, mit ihren Leibern zunächst zusammenfliessen, um sich später wieder in normale Zellenterritorien zu gliedern. An viel kleineren Stücken sah Nussbaum, dass jedes zunächst, wie bei der embryonalen Entwickelung der Polypen, eine geschlossene Blase bildete, an der je nach der Grösse verschieden schnell die Tentakel und der Fuss sich neubildeten. Da diese Tiere während der Regeneration keine Nahrung aufnehmen, muss also all dieses durch Umordnung der vorhandenen Zellen, mit oder ohne Verkleinerung derselben durch Teilung vor sich gehen; und dabei muss eine entsprechende Umdifferenzierung schon differenzierter Zellen stattfinden.

Der Vorgang dieser Regeneration von Stücken der erwachsenen Hydra ist also sehr ähnlich dem der Postgeneration einer Semiblastula des Echinodermen.

Es giebt also eine Regeneration durch ausschliessliche oder überwiegende Umordnung und Umdifferenzierung von Zellen, ohne oder mit nur geringer

Proliferation bei der Regeneration. Bei den erwachsenen höheren Tieren überwiegt umgekehrt die Proliferation bei der Regeneration. Aber Umordnung und Umdifferenzierung von Zellen findet bei jeder Regeneration auch der höheren Wirbeltiere statt. Die Unterschiede dieser beiden von mir unterschiedenen Regenerationsarten sind also wesentlich quantitative.

Dass bei jeder Regeneration Umänderung der Anordnung und von der früheren verschiedene Verwendung von Zellen stattfindet, ist leicht zu erschliessen, bestünde sie auch bloss in der nicht normalen Proliferation: diese letztere Beschränkung ist aber nicht einmal zutreffend. Denn wenn es Regeneration ohne andere Verwendung bereits differenzierter Zellen gäbe, so müsste in diesen Fällen die Regeneration ausschliesslich von undifferenzierten Zellen des Individuums besorgt werden, also ähnlich, wie man es früher als durch die weissen Blutzellen geschehend annahm, was von P. Fraisse (18), Götte, Carrière, D. Barfurth (19) u. A. als irrtümlich erwiesen ist. Wir müssten somit in den Geweben allenthalben besondere für die Regeneration aufgesparte, bisher gar nicht verwendete und nicht differenzierte Zellen haben, was gleichfalls nicht zutrifft.

Nach den vorliegenden Thatsachen und unter Verwendung meiner Beobachtungen über die Postgeneration der Semigastrulae und Hemiembryonen des Frosches dürfen wir ferner schliessen, dass bei den höheren Tieren während des früheren Embryonallebens die Post- resp. wohl auch die Regeneration mehr durch Umordnung und Umdifferenzierung von Zellen, im erwachsenen Zustande dagegen mehr durch Neubildung von Zellen sich vollzieht. Aber selbst bei der Regeneration der ältesten Individuen findet, wie die Beobachtung der Wundheilung zeigt, zunächst Umordnung mehrerer, an die Untersuchungsfläche angrenzender resp. ihr benachbarter Zellreihen statt. Die Embryonen der höheren Tiere

bieten also wieder vorübergehend ein Verhalten dar, wie es bei den niederen Tieren das bleibende ist. Ich erinnere dabei an das von mir entdeckte (15) entsprechende Verhalten von Wirbeltierembryonen gegen den elektrischen Strom, welches in früher Zeit dem Verhalten der Protisten entspricht.

Driesch stützt sich bei seiner Folgerung der Gleichwertigkeit und Indifferenz der Furchungszellen weiterhin auf Beobachtungen an durch Druck hochgradig abgeplatteten Eiern, welche auf dem achtzelligen Stadium statt aus zwei Zelllagen zu je vier Zellen bloss aus einer einzigen Zelllage zu acht Zellen bestand. Er nimmt an, wenn in den verschiedenen Furchungszellen verschiedenes idioplastisches Material enthalten sei, so müsse dies in abnorme Lagerung zu einander gebracht worden sein. Da gleichwohl normale Embryonen gebildet werden, sei die Gleichheit und Omnipotenz evident.

Ich habe schon vor Jahren Froscheier vor und während der Furchung platt gedrückt und dabei statt der zweiten, senkrechten, normalerweise rechtwinkelig zur ersten senkrechten, stehenden Furche eine zweite, der ersten parallele Furche, statt der ersten wagrechten Furchung, welche als dritte Furchung aufzutreten pflegt, noch eine dritte senkrechte, der normalen vierten entsprechende Furchung erhalten und darnach normale Embryonen entstehen sehen. Bei mir war jedoch die achtzellige Platte aus zwei vierzelligen Lagen gebildet, da die dritte senkrechte Furchung nicht, wie die beiden ersten, rechtwinkelig zu den pressenden Glasplatten, sondern annähernd parallel zu ihnen gestellt war. Somit ist in Driesch's Fall in der That eine wesentlich höhere Abweichung von der Norm vorhanden gewesen. Aber ich meine, es müsste die weitere Entwickelung dieser Eier erst aufs Genaueste verfolgt und mit der normalen Entwickelung verglichen werden, und es müssten wohl auch sonst noch weitere allgemeinere entwickelungsmechanische Erfahrungen gewonnen werden, ehe eine spezielle Deutung dieses Versuches möglich sein wird, ehe

man insbesondere behaupten kann, dass er weder auf Anachronismus, also auf leichten Varietäten der normalen Entwickelung, noch auf Vorgängen der vorstehend charakterisierten Arten regenerativer Entwickelung beruhe, sondern dass hier eine „direkte" Entwickelung vorliege.

Die Totipotenz der ersten Furchungszellen ist von mir auch vertreten worden, aber nicht ihre Gleichheit. Die Zellen im ganzen sind ungleich, denn jede bildet für sich ein anderes Stück des Embryo; ungleich sind ihre die normale s. direkte Entwickelung bestimmenden Teile; gleich und totipotent ist bloss das ausserdem in ihnen vorhandene Postgenerationsmaterial.

Die Einsicht, dass bei der Re- und Postgeneration völlig unbekannte Korrelationen vorkommen müssen, ist nicht neu. Wir werden erst ermitteln müssen und auch können, ob diese Korrelationen bloss anfangs oder während der ganzen Dauer der Regeneration stattfinden, ferner ob, eventuell bei welchen Tieren, sie vom ganzen defekten Gebilde oder bloss von Teilen desselben, etwa den die Unterbrechungsfläche bildenden Zellen, oder von Ganglien etc. ausgehen, ehe wir beurteilen können, ob O. Hertwig's weiter unten eingehender zu besprechender Ausspruch, dass alle einzelnen Teile des Organismus sich stets in Beziehung zu einander entwickeln, dass die Entwickelung eines Teiles stets abhängig von der Entwickelung des Ganzen ist (3), auch nur für die Post- und Regeneration Richtiges enthält. Dagegen spricht aber schon jetzt in gewissem Sinne die Thatsache, dass die Regeneration bei Tritonen nach Spallanzani (33) auch stattfindet, wenn alle vier Extremitäten zugleich abgeschnitten worden sind; woraus zu folgern ist, dass zur Bildung neuer Extremitäten der einen Antimere die Anwesenheit der anderen Extremitäten wenigstens nicht nötig ist, dass also von ihnen zu dieser Bildung keine gestaltenden Korrelationen auszugehen brauchen.

Es ist schon mehrfach die O. Hertwig's Auffassung ent-

gegengesetzte Ansicht ausgesprochen worden, dass das Begrenzungsmaterial jedes Durchschnittes, an dem Regeneration eines Tieres erfolgt, selber die gestaltenden Ursachen enthalte, um die peripher von ihm gelegenen Teile zu reproduzieren. Wenn wir diese Auffassung entwickelungsmechanisch formulieren wollten, müssten wir sagen, dass jede Zelle noch von demselben Material enthielte, welches sie befähigte, ihre normalen Nachkommen und deren Anordnung bei der Ontogenese zu produzieren, und dass zufolge dessen jede einen Defekt begrenzende Zelle aufs Neue zur Wiederholung ihrer früheren normalen Leistung befähigt sei, und dass sich auf diese Weise die Regeneration vollziehe. Bei unvollkommener Entfernung der Nachkommen einer Zellgruppe, also bei blossen umschriebenen Substanzverlusten müsste dann entweder eine zweite Bildung des im entwickelungsmechanischen Sinne peripheren, d. h. descendierenden Teiles, also eine Doppelbildung stattfinden, oder die noch vorhandenen Teile müssten die Fähigkeit haben, die weitere Produktion neuer Teile zu verhindern; was in dem gedachten Falle vielleicht einfach mechanisch durch räumliche Behemmung sich vollziehen könnte.

Sehen wir davon ab, dass diese Hypothese eine Entwickelung durch fast vollkommene Selbstdifferenzierung voraussetzt, welche nicht erwiesen ist, so spricht gegen die Richtigkeit dieser Auffassung erstens, dass bei circumscripten Defekten der Extremitäten, bei Wunden mit grossem Substanzverlust der Ersatz deutlich erkennbar nicht überwiegend in centrifugaler Richtung vor sich geht, wie es sonst wohl zu erwarten sein müsste, sondern, bei genügender Ernährungsgelegenheit von der Peripherie her, in gleichem Masse auch von ihr aus stattfindet. Bloss bei den Cerebrospinalnerven ist die Regeneration centrifugal gerichtet; ein Verhalten, welches wohl mit Recht von dem Einfluss der centralgelager ten, den Nervenfasern zugehörigen Ganglienzellen abgeleitet wird.

Ferner widerspricht der Wiederholung der embryonalen Zellfolge bei der Regeneration auch der Vorgang der Regeneration

abgeschnittener Extremitäten, da die Überhäutung der Wunde durch Epithelien und deren Nachkommen geschieht, welche am Embryo diese Zellen nicht geliefert haben; denn das Ektoderm des Embryo ist von Anfang an allenthalben kontinuierlich angelegt und wird an den Stellen des vorsprossenden Extremitätenstummel nicht erst durch Überwanderung und Vermehrung von Randzellen dieser Stelle nachträglich produziert. Entsprechendes gilt für den Mesodermanteil der Extremitäten. Es liegen vielmehr bei der Regeneration wieder Fälle vor, in denen, wie ich mich anderwärts ausgedrückt habe (30), die geformten Produkte konstanter sind als die speziellen Arten ihrer Herstellung.

Drittens vollzieht sich, wie wir gesehen haben, die Regeneration überhaupt nicht bloss durch Bildung neuer Zellen, sondern auch durch Umordnung und andere Verwendung bereits differenzierter Zellen; diese Art der Regeneration nun kann von denselben Zellen in verschiedenen, sogar in entgegengesetzten Richtungen ausgehen. Halbieren wir z. B. eine Hydra durch einen Querschnitt, so bildet der orale Querschnitt den aboralen Körperteil, der aborale den oralen Teil. Schneiden wir bei einem anderen Individuum einige Zellenbreiten mehr oral durch, so bilden die jetzt am aboral gelegenen Querschnitt befindlichen Zellen den oralen Teil des Tieres, obgleich sie im vorigen Experiment den aboralen Teil durch Umgruppierung dargestellt haben.

Wenn, wie wir bei Amphioxus sahen, schon eine einzige, und nur bis auf die erste Stufe entwickelte Zelle das ganze fehlende Stück ersetzt, oder wenn im Minimum drei Zellen aus den drei Leibesschichten der entwickelten Hydra dadurch, dass andere Teile des entwickelten Individuums fehlen, zur Entwickelung eines ganzen Individuums angeregt werden, so wirken also Teile eines mehr oder weniger, immer aber bereits etwas entwickelten Individuums auf das in ihnen selber enthaltene Post- oder Regenerations-Idio-

plasson fast wie eine Befruchtung auf das Ei; nur wird bloss das dem Ganzen der jeweiligen Entwickelungsstufe Fehlende gebildet. Diese Wirkungen können meiner Meinung nach nicht bloss durch den Wegfall des Seitendruckes ausgelöst sein. Es müsste vielmehr das in einem mehr oder weniger entwickelten Zustande vorhandene Stück die Bildung des zu dem, zur Zeit nicht vorhandenen, entwickelten Ganzen Fehlenden veranlassen. Diese Fassung hat indess ein metaphysisches Gepräge.

Wir umgehen diese Fatalität und gewinnen eine mehr mechanische Auffassung, wenn wir annehmen, es werde (vielleicht durch das Fehlen normaler qualitativer Wirkungen von der Seite des Defektes her) in den die Unterbrechungsfläche bildenden oder ihr benachbarten Zellen oder Zellschichten die volle Thätigkeit des in diesen Zellen enthaltenen, zur Veranlassung der Bildung eines ganzen Individuums der Spezies befähigten Regenerations-Idioplasson ausgelöst; aber das entwickelt, also schon differenziert Vorhandene hemme durch seine Anwesenheit und Wirkung die Bildung der ihm entsprechenden Teile; oder es würden in dem zur Bildung eines ganzen Individuums oder eines bestimmten Stückes befähigten Idioplasson überhaupt bloss diejenigen Teile zur Thätigkeit angeregt, welche noch nicht in entwickeltem Zustande sich vorfinden.

So vermeiden wir den Anschein des Metaphysischen; wenn schon wir dabei neben ausgedehnter Selbstdifferenzierung vieler Teile Korrelationen supponieren müssen, die uns zur Zeit ihrer speziellen Natur nach vollkommen unbekannt sind; doch solche Annahme könnten wir nach obiger Darlegung auch bei der metaphysischen Fassung nicht vermeiden. Über diese Korrelationen habe ich mich schon in dem citierten Referat andeutungsweise ausgesprochen; da es sich jedoch zur Zeit bloss um allgemeinste, vielleicht von der Wahrheit sehr weit entfernte Ver

mutungen handeln kann, halte ich es nicht für angezeigt, dieselben hier zu wiederholen.

Welcher Art nun die Korrelationen bei der regenerativen Entwickelung auch sein mögen, so sind wir doch nicht berechtigt, dieselben ohne weiteres auch der normalen s. direkten Entwickelung zuzuschreiben, wie es seitens H. Driesch's und O. Hertwig's geschieht, indem sie die nach Defekten am Ei auftretenden Vorgänge nicht von den Vorgängen der direkten Entwickelung sondern. Diese Identifikation ist nach der bei der direkten Entwickelung konstatierten Selbstdifferenzierung der ersten Furchungskugeln unzulässig, obschon die Regeneration der Hauptsache nach unter denselben Formen sich vollzieht, wie sie bei der normalen Entwickelung vorkommen, und obschon gewiss auch mancherlei Bildungsvorgänge beiden Entwickelungsarten gemeinsam sein werden, trotz der bei der Regeneration nötigen Korrelationen.

Diese beiden Entwickelungsarten schliessen sich an die beiden Hauptarten der Vermehrung der Individuen an: die regenerative Entwickelung an die Vermehrung durch Teilung des entwickelten Individuums unter Regeneration jedes Teilstückes zu einem Ganzen; die direkte Entwickelung an die Vermehrung durch Teilung einfacher, äusserlich nicht differenzierter Zellen, der „Fortpflanzungszellen" der Metazoën, der „ruhenden Zelle" der Protozoën.

Zusammenfassend ist daher zu sagen: Die direkte Entwickelung des Metazoën-Individuum's geht aus von einer einfach erscheinenden ganzen Zelle, der Eizelle. Der Beginn dieser Entwickelung setzt meist mit einer Befruchtung ein. In ihrem Verlaufe ist sie formal charakterisiert durch die Furchung, die Bildung einer ganzen Morula, Blastula, Gastrula und durch die sonstigen bekannten, für jeden Tierstamm typischen äusseren und inneren Formenwandlungen. Entwickelungsmechanisch ist sie bis jetzt charakterisiert in den ersten Stadien

nur durch die erwähnte Selbstdifferenzierung der ersten Furchungszellen zu betreffenden Teilstücken der Morula, Gastrula und des Embryo, in etwas späteren Stadien gleichfalls durch einige wenige von mir nachgewiesene Selbstdifferenzierungen (Selbstschluss des Medullar- und des Darmrohres), (6) ferner durch einige aus den Missbildungen erschlossene Selbstdifferenzierungen, sowie durch mehrere bereits ermittelte Arten von Korrelationen (20). Ihr Wesen ist bezeichnet vornehmlich durch stets denselben typischen Ausgang von einer äusserlich undifferenzierten ganzen Zelle und (von geringen Variationen und ihnen entsprechenden direkten Anpassungen abgesehen) durch in allen Fällen denselben typischen Verlauf. Eben infolge dieses immer gleichen Anfanges und Endes konnte der Verlauf dieser Entwickelung etwas mechanisch Festeres, in bestimmte Bahnen Eingeengtes, wie es in der Selbstdifferenzierung grösserer oder kleinerer Teile sich ausspricht, und so für die Produktion grösserer Komplikation Ausreichenderes und wohl auch Kürzeres erlangen, als es die zweite Entwickelungsart darbietet.

Die post- oder regenerative Entwickelung dagegen kann von einem atypisch grossen Stücke eines mehr oder weniger differenzierten Organismus ausgehen, wobei die Differenzierung bereits ihr höchstes Stadium erreicht haben oder, wie bei der Postgeneration eines zweigeteilten Eies, eben erst begonnen haben kann. Ihr Mechanismus muss je nach der mehr oder weniger differenzierten Ausgangsbeschaffenheit sowie nach der verschiedenen relativen Grösse und Lage des fehlenden Teiles ein äusserlich und mehr noch innerlich verschiedener sein. Die indirekte Entwickelung hat also atypische Ausgänge, von denen aus sie aber gleichwohl zu typischem Ende führt. Infolge dieser verschiedenen Ausgänge kann trotz des typischen Endproduktes der Verlauf kein ganz typischer sein; sondern in jedem besonderen Falle müssen seiner Besonderheit angepasste

Mechanismen sich bethätigen. Diese Anpassung kann nach meiner Vorstellung nur durch, zur Zeit noch unbekannte, Korrelationen vermittelt werden, sei es nun, dass dieselben ausschliesslich oder vorwiegend beim Beginne der Re- und Postgeneration, bei der ersten Aktivierung von Idioplassonten oder auch noch in späteren Phasen der Bildung sich bethätigen.

Da beide Vermehrungsarten nicht bloss bei den Metazoen, sondern auch bei den Protozoen vorkommen, so ist das Gleiche wohl auch bezüglich der entsprechenden Entwickelungsarten dieser letzteren der Fall. Die direkte Entwickelung, welche nach der Teilung der vorher vereinfachten, sogenannten ruhenden Zelle einsetzt, geht dann aus von den durch diese Teilung gebildeten einfach erscheinenden Sporen, Schwärmsprösslingen oder sonstigen Teilsprösslingen der Sporozoen, Radiolarien, Flagellaten und holotrichen Ciliaten. Die regenerative Entwickelung geht aus von der, neben der vorigen vorkommenden (Flagellaten, Ciliaten) oder besonderen Abteilungen (Rhizopoden, Heliozoen) fast allein dienenden Vermehrungsweise der Selbstteilung des differenzierten Individuums. Hierbei ist gewöhnlich der Anfang ein typischer, wie auch bei der Selbstteilung der Metazoen, indem die Teilung eine Halbierung darstellt oder eine typische Ungleichheit setzt, und bei mancher Ordnung stets in Quer- bei anderer in Längsrichtung erfolgt. Aber das Experiment an den bezüglichen Meta- und Protozoen ergiebt bekanntlich, dass auch nach jeder beliebigen anderen, bei den Protozoen den Zellleib und Zellkern gemeinsam treffenden Teilung vollkommene Regeneration beider Stücke stattfindet; so dass der typische Ausgangspunkt bei der Selbstteilung bloss ein Spezialfall aus der unendlichen Reihe der Möglichkeiten ist.

Die der Teilung des differenzierten Individuums folgende regenerative Entwickelung knüpft somit an das Lebende in seinem fertigen Zustande an und könnte insofern primärer scheinen, als die direkte Entwickelung, welche wenigstens bei

Protisten erst die Rückbildung des differenzierten Individuums zu einem äusserlich einfacheren Zustande voraussetzt. Bei den Metazoen haben wir nach Weismann u. A. das Fortpflanzungsmaterial nicht mehr als von den differenzierten somatischen Zellen produziertes Material, sondern als in seinen wesentlichen Teilen von vornherein vom befruchteten Eie reserviertes, auf dem Wege vollkommener Assimilation (35) gebildetes und vermehrtes, undifferenziert gebliebenes Material zu betrachten. Des Weiteren ist die direkte Entwickelung als Fortbildung von einem stets typischen Anfangsganzen auf typischem Wege zu einem typischen Endganzen für uns leichter verständlich und erscheint uns daher auch selber leichter zu sein.

Da wir Menschen zu den höheren Organismen gehören, bei welchen die direkte Entwickelung die normale, die regenerative aber die abnorme ist, welche letztere nach den Befunden an der hochentwickelten Halbbildung des Kalbes (Hemitherium anterius, Roux) und den Acephalis und Acormis des Menschen, selbst wenn sie schon während der ersten Furchungen einsetzt, nur in beschränktem Masse Ersatz zu liefern vermag, so gewinnt die weitere Verfolgung der Unterscheidung der beiden Entwickelungsarten des Individuums ein mehr aktuelles Interesse.

Welcher von beiden extremen Entwickelungsarten nun die bei der Vermehrung durch Knospung vorkommende Entwickelung am nächsten steht, ist wohl allgemein nicht zu sagen, da die Arten der Knospung selber erhebliche Verschiedenheiten darbieten. Soweit die Knospe in ihrer anfänglichen Differenzierung eine niederere Entwickelungsstufe einnimmt, als das Muttertier, muss sie sich entwickeln, soweit sie bei der Ablösung noch einen Defekt besitzt, muss sie sich postgenerieren.

Nach dieser Erörterung der neuen Thatsachen und nach der Begründung meiner Auffassung von ihrer Bedeutung wollen wir zur Beurteilung derjenigen theoretischen Ausführ-

ungen O. Hertwigs übergehen, welche sich gleichfalls um die Alternative: Wechselwirkung oder Mosaikarbeit bei der Ontogenese drehen.

Hertwig verwirft in seinem Vortrage über „ältere und neuere Entwickelungstheorien“ nach dem Übergang zu den neueren Ansichten zunächst His' Prinzip der organbildenden Keimbezirke. His (22) führt die Gestaltungen der Ontogenese auf ungleiches Wachstum zurück und nimmt an, „dass die Keimscheibe des Hühnchens die Anlagen der Organe in flacher Ausbreitung vorgebildet enthält“ und dass innerhalb eines jeden dieser Bezirke den Teilen eine Wachstumserregung innewohnt, die sie bei ihrer Ablösung vom Gesamtkeime als Mitgift mit sich nehmen. Und er fügt hinzu: „Wenn wir konsequent sein wollen, haben wir diese Bestimmung (scil. des Ortès der Organanlagen) auch auf das eben befruchtete und selbst auf das unbefruchtete Ei auszudehnen“.

Gegen dies Prinzip der organbildenden Keimbezirke führt O. Hertwig die von Pflüger (23) sogenannte „Isotropie des Eies“, das soll heissen, die gleichwertige Beschaffenheit der Dotterteile des Eies an, welche aus Pflüger's, Born's und meinen Versuchen zu folgern ist. O. Hertwig hält sich jedoch rein an Pflüger und stellt daher den beweisenden Sachverhalt nicht richtig dar. Pflüger setzte Froscheier vor der Befruchtung, entgegen der normalen Eieinstellung, mit dem weissen Pol nach oben auf und liess durch beschränkten Wasserzusatz die Gallerthülle nur so wenig quellen, dass sich die (am Glas angeklebte, also aussen fixierte) Gallerthülle dauernd fest auf die Eioberfläche presste und so eine Drehung verhinderte; gleichwohl erhielten oft nach der Befruchtung die beiden ersten Furchungen die normale senkrechte, die dritte die normale wagrechte Richtung, und das Medullarrohr wurde in derselben Stellung zur Schwerkraft wie unter normalen Verhältnissen, hier aber auf der der normalen Anlagestelle entgegengesetzten, statt auf der weissen auf der sehwarzen

Seite des Eies gebildet (Pflüger giebt diese Seiten übrigens unrichtig an); und Pflüger folgert daraus, ausser der Isotropie des Dotters, dass nicht die Lage des schwarzen und weissen Dotters, sondern die Schwerkraft die Lage des Medullarrohres bestimme, indem diese Kraft eine „meridional polarisierende Wirkung" auf die obersten Dotterteile ausübe.

Nachdem ich die Arbeit Pflüger's gelesen hatte, habe ich sogleich ausgesprochen und es später an geeigneter Stelle drucken lassen (16), dass Pflüger bei diesem Versuche nicht das Ei, das heisst den Eiinhalt, sondern bloss die Eirinde fixiert habe, und dass der halbflüssige Eiinhalt sich umgeordnet habe, indem der, wie ich experimentell festgestellt hatte, spezifisch schwerere Nahrungsdotter (24) sich senkte, der leichtere Bildungsdotter aufstieg. Es war also aus dem Versuche Pflüger's zunächst bloss zu folgern, dass die Anlage der Organe unabhängig von der weissen oder schwarzen Eirinde ist. Born (25) hat unabhängig von mir diese Umlagerungen durch direkte Beobachtung an mikrotomierten Eiern nachgewiesen und gezeigt, dass auch der Zellkern mit dem ihn umgebenden Bildungsdotter aufsteigt. Die beiden Hauptmassen des Dotters und des Kerns nehmen also wieder die normale Anordnung ein, bevor die Furchung beginnt; und statt der Eiachse der Autoren, der bedeutungslosen Verbindungslinie der Mittelpunkte der schwarzen und weissen Eirinde, hat die aktuelle Eiachse nach meiner Definition, die Verbindungslinie der Massenmittelpunktes des Nahrungs- und des Bildungsdotters, wieder fast ganz die normale Stellung erlangt. Pflüger's Schlussfolgerung war also nicht berechtigt. Gleichwohl war sie bezüglich der Isotropie nicht ganz unrichtig; denn Born zeigte, dass wenn auch die Hauptmassen wieder die normale Lagerung annehmen und die Einstellung der Kernspindel bestimmen, doch im einzelnen noch mannigfache abnorme Vermengungen von

schwarzem und von grob- und feinkörnigem farblosem Dotter zur Zeit der dritten Furchung bestehen, sodass also viele spätere Furchungszellen eine abnormale Mischung dieser drei Dottersubstanzen enthalten, während gleichwohl die Entwickelung normale Endprodukte liefert.

In gleicher Weise war ein gewisses Mass von Isotropie des Dotters aus Versuchen von mir (6) zu erschliessen, in denen ich das befruchtete Ei vor und nach der ersten Furchung mit der kalten Nadel ausstach, wobei ein grosser Teil des Eiinhaltes, bis etwa $^{1}/_{5}$ desselben ausfloss, und gleichwohl sehr oft (jedenfalls, wenn der Kern unverletzt blieb), normale Entwickelung folgte. Hier hatte also erstens ein grosser Defekt verschiedener Dottersubstanzen stattgefunden, und zweitens mussten die zurückgebliebenen Teile abnorm gemischt sein; gleichwohl war keine Alteration der Entwickelung als Folge dieser Aenderungen zu erkennen.

Daraus folgt mit Sicherheit, dass die Teile des Dotters bestimmten Organen des Embryo nicht der Art entsprechen, dass mit dem Verlust dieser Dotterteile auch bestimmte spätere Organe fehlen, und dass mit der abnormen Anordnung derselben auch spätere Organe entsprechend abnorm gelagert würden.

Ein gewisses hohes Mass von Isotropie des Eidotters ist also erwiesen und damit die Zurückverfolgung des Prinzipes der organbildenden Keimbezirke auf das ungeteilte Ei in dem Sinne, dass jeder Teil des Dotters bestimmte Wachstumsgrösse besitze und einem bestimmten Organ entspreche, als nicht zutreffend erkannt. (Um gerecht zu urteilen, müssen wir uns aber erinnern, dass His den bezüglichen Ausspruch bereits im Jahre 1874 gethan hat, also zu einer Zeit, wo die fundamentalen Untersuchungen, die uns von der überwiegenden gestaltenden Bedeutung des Kernes über die des Protoplasmas belehrt haben, noch nicht vorlagen.) Immerhin aber wäre es möglich, bei der normalen Entwickelung, die ein typisch festgeordnetes System von Vor-

gängen darstellt, die Organe auf bestimmte Dotterteile des noch ungeteilten, aber schon befruchteten Eies zu projizieren; es hätte aber, wie ich oben dargethan habe, das Ergebnis dieser grossen Mühe keinen besonderen Wert.

Aber für das geteilte Ei, für die Keimscheibe resp. für die Morula und Blastula hätte diese Projizierung einen grösseren Wert, selbst in dem Falle, dass die den einzelnen Organen entsprechenden Bezirke nicht auch die wesentlichen besonderen Kräfte zu ihrer Differenzierung enthalten; es wäre damit, wenn auch keinem kausalen, so doch einem topographischen Interesse gedient. Wir haben aber gesehen, dass das durch die Furchung geschiedene Material jeder der ersten und daher wohl auch noch, wenn auch vielleicht in beschränkterem Masse, späterer Furchungszellen selbstdifferenzierungsfähig ist; sodass also durch dies Prinzip nicht bloss feste, d. h. bei der normalen Entwickelung unveränderliche topographische Beziehungen, sondern auch direkte kausale Beziehungen bezeichnet werden.

Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke beginnt somit erst mit der Furchung eine feste Bedeutung zu erhalten; und diese seine kausale und topographische Bedeutung wird mit dem Fortschreiten der Furchung eine immer speziellere, denn durch dieselbe werden verschiedenwertige der direkten Entwickelung dienende Idioplassonten mehr und mehr von einander geschieden und in typischer Anordnung lokalisiert.

O. Hertwig jedoch folgert allgemein die Unrichtigkeit des Prinzipes der organbildenden Keimbezirke, auch für das geteilte Ei.

Die Isotropie des Dotters ist aber trotz der Ergebnisse obiger Experimente keine vollkommene. Einmal ist von einigen Autoren angegeben worden, dass sie in noch unbefruchteten Eiern bestimmter Tiere gefärbte Körner gesehen haben, die später eine typische Lagerung in dem Embryo erhielten, indem sie immer in demselben Organ, der Leber oder

dem Auge sich wiederfanden. Daraus ist aber noch nicht zu folgern, dass diese Teile den Ort der Anlage oder gar die Anlage des betreffenden Organes bestimmen; sondern es kann auch bloss sein, dass sie bei normalem Ablaufe der Entwickelung stets dahin geführt werden. Ein Anderes wäre es, wenn bei Störung der normalen Anordnung des Dotters des ungefurchten Eies dann auch das bezügliche Organ eine entsprechend anormale Lagerung erhielte. Doch das müsste erst bewiesen werden, ehe wir damit zu rechnen haben.

Weiterhin aber steht bei den telolecithalen Frosch-Eiern das Lageverhältnis des Nahrungs- und Bildungsdotters mit der Lage der Hauptrichtungen des Embryo im Eie in einem festen kausalen Zusammenhang.

Erstens kommt allgemein bei den telolecithalen Eiern der Nahrungsdotter stets dem Entoblast anzuliegen, sodass mit der Lagerung dieses Dotters eine Richtung vom Ento- zum Ektoblast, beim Frosch die dorsiventrale Richtung des Embryo schon am unbefruchteten Ei bestimmt ist. Zweitens habe ich für Rana esculenta (26) festgestellt erstens, dass das Ei nach der Befruchtung sich derart schief einstellt, dass auf einer Seite die weisse Hemisphäre etwas höher steht, ferner dass die senkrechte Medianebene diese Ungleichheit der Einstellung symmetrisch teilt, so dass also die Richtung der Medianebene mit dieser Dottereinstellung schon bestimmt wird; und schliesslich, dass die Seite der höher stehenden weissen Hemisphäre stets zur cephalen Seite des Embryo wird, womit alle Hauptrichtungen des Embryo im Ei fest bestimmt sind. Pflüger hat darauf entsprechendes für Zwangslage beobachtet, woraus unter Berücksichtigung der Untersuchung Born's zu schliessen ist, dass das geringe Mass von nicht durch die innere Umordnung ausgeglichener Dotteranordnung diese Entscheidung über kopf- und schwanzwärts bedingen kann; während normalerweise diese Einstellung durch die Befruchtung bedingt wird, in-

dem, wie ich zeigte, auch bei beliebig lokalisierter Befruchtung die schwarze Hemisphäre sich auf der Eintrittsseite des Samenkörpers senkt, und an der gegenüberliegenden Seite die weisse Hemisphäre weiter nach oben sich ausdehnt.

Ich habe dann dargethan (34), dass bei Zwangslage die Anordnung des Nahrungs- und Bildungsdotters die Einstellung der ersten Kern-Teilungsspindel des Furchungskernes beeinflusst und habe auf Grund des weiteren Verhaltens erschlossen, dass damit zugleich auch auf die Qualität der ersten Kernteilung eine Einwirkung stattfindet der Art, dass bei Einstellung dieser Kernspindel in der Symmetrieebene der Dottermasse die ihrer Qualität nach normalerweise als zweite auftretende Furchung unter diesen Umständen als erste stattfindet.

Wenn also das Dottermaterial auch nicht derart verschieden ist, dass es den einzelnen Organen des Embryo entspricht, so vermag doch bei den telolecithalen Froscheiern eine passiv hervorgebrachte Anordnung der beiderlei Dottermassen, des Bildungs- und des Nahrungsdotters, alle Hauptrichtungen des Embryo im Ei zu bestimmen.

Nach der Verwerfung von His' Prinzip der organbildenden Keimbezirke wendet sich Hertwig zur Besprechung meiner Versuche.

Er bezweifelt unter Nennung bloss meines Namens als Autoren zunächst die Angabe, dass ursächliche Beziehungen zwischen den drei ersten Teilungsebenen des Eies und den einzelnen Körperregionen des entwickelten Organismus bestehen, dass die erste Teilungsebene bei manchen Tieren die Medianebene darstellt (26), und dass dies bei anderen durch die zweite Furchungsebene (16 und 34) geschieht.

Bezügliche Thatsachen sind nicht allein von mir, sondern noch von vielen anderen Autoren festgestellt. So haben ausser

mir selbständig Newport sowie Pflüger für den Frosch[1]) erwiesen, dass die erste Furche normalerweise schon die Medianebene des Embryo darstellt; ebenso konnten Seeliger sowie van Beneden und Julin bestimmen, dass auch bei Ascidien die erste Furche der Medianebene des Embryo entspricht und dass die dritte Furche das Ekto- und Entodermmaterial von einander scheidet; welch' letzeres von M. v. Davidoff für das von ihm untersuchte Objekt, Distaplia, bestätigt wird. Für die Achordaten liegt gleichfalls eine grosse Anzahl entsprechender Beobachtungen vor (27), welche die festen Beziehungen zwischen den Hauptrichtungen des Embryo und den ersten Furchungsebenen darthun:

Bei den Cölenteraten stellt die Durchschnittslinie der beiden ersten Furchungsebenen des Eies zugleich die Hauptachse des Tieres, die Verbindungslinie des oralen und aboralen Poles dar; und die dritte, dazu rechtwinkelig stehende Furche scheidet Ektodermmaterial von Entodermmaterial. Bei den Ktenophoren entsprechen ausserdem die beiden ersten Furchungsebenen den beiden gekreuzten Symmetrieebenen des Embryo.

Bei den Polykladen entstehen durch die beiden ersten Furchen zwei kleine dem aboralen und zwei grosse dem oralen Pole entsprechende Zellen; und von den beiden letzteren entspricht die grössere dem Hinterende, die kleinere dem Vorderende des Tieres. Bei den Orthonectiden und Dicyemiden ist gleichfalls vorn und hinten gleich anfangs zu unterscheiden.

Bei den Nematoden scheidet die erste Furche den Ektodermteil des Eies vom Meso- und Entodermteil; und bei Rhabditis

---

1) Das abweichende Resultat von Frl. Cornelia Clapp an Eiern von Batrachus Tau, in welchem von 33 Fällen die erste Furche nur drei mal mit der Medianebene zusammenfiel, hat schon Born (in Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Merkel u. Bonnet, I. Bd., Seite 602) auf die bei dem Versuche an diesen Eiern vorhandenen Fehlerquellen zurückgeführt; und es bedarf nur geringer Versuchsfehler, um beim Froschei fast ebenso unrichtige Zahlen zu erhalten.

nigrovenosa ist nach Götte zu dieser Zeit auch schon die ventrale und dorsale Seite sowie das Vorder- und Hinterende des Embryo charakterisiert.

Bei den Rotatorien sind nach der zweiten Furchung schon alle drei Richtungen des Embryo als bestimmt erkennbar; und die grösste der vier Zellen liefert das Ento- und Mesoderm.

Bei den Polychäten liefern die nach der dritten Furchung vorhandenen oberen, kleineren Zellen das Ektoderm, die unteren, grösseren das Entoderm. Bei den Oligochäten sind nach der dritten Furchung schon alle Hauptrichtungen des Embryo kenntlich. Die Eier der Hirudineen haben eine Achse mit kenntlichem animalen Pol, und schon nach der ersten Furchung sind alle Hauptrichtungen normiert.

Bei Balanus (Krustaceen) entsteht an dem länglichen Ei zuerst eine Furche, welche eine vordere, protoplasmatische, den Ektoblast liefernde Zelle, von der hinteren, Dotterkörner haltigen, dem Entoblast entsprechenden Zelle scheidet. Bei Cirrhipeden (Policipes) entspricht nach Nussbaum das Kopfende des Nauplius dem stumpfen Eipole, das Schwanzende dem spitzen oder Befruchtungspole.

(Das Insektenei lässt schon vor der Befruchtung an seiner Gestalt drei Hauptrichtungen erkennen, welche der dorsalen und ventralen Seite sowie dem Kopfende und Hinterende und den lateralen Seiten entsprechen; sodass alle Hauptebenen des Embryo schon vor der Befruchtung bestimmt sind.)

Ich glaube das angeführte Material dürfte genügen, um unzweifelhaft darzuthun, dass trotz der Zweifel O. Hertwigs solche feste Beziehungen zwischen den Hauptrichtungen des Embryo und den ersten Furchungsebenen des Eies und damit auch zwischen entsprechenden Abschnitten des Embryo und den Furchungszellen bestehen; ebenso wie bei manchen Eiern solche festen Beziehungen schon zwischen besonders charakterisierten Richtungen des unbefruchteten Eies und den Hauptrichtungen

des Embryo vorhanden sind. Es ist selbstverständlich, dass diese festen Beziehungen nicht zufällige, sondern kausale sind. Durch die obenstehend mitgeteilten Experimente mit lokalisierter Befruchtung, Zwangslage, und Zerstörung erster Furchungszellen sind diese ursächlichen Beziehungen als ganz direkte dargethan.

Hertwig bezweifelt weiterhin die von mir erwiesene und auch aus den Versuchen Rauber's abzuleitende Thatsache, dass beim Frosche häufig eine zeitliche Verwechselung der beiden ersten Furchen vorkommt. Man kann nämlich, wie ich gezeigt habe (16), experimentell hervorrufen, dass die als erste auftretende Furche quer zu derjenigen Ebene steht, welche die aus schwarzer und einem Saum weisser Hemisphäre zusammengesetzte obere Ansicht des Eies symmetrisch teilt, und dass sie dabei kopf- und schwanzwärts des Embryo von einander scheidet: beides die Merkmale der normalen zweiten Furchung. Die darauf folgende Furchung steht dann in Richtung der genannten Symmetrieebene und stellt die Medianebene des Embryo dar: beides die Charaktere der normalen ersten Furchung des Froscheies; so dass wohl hier an einen Irrtum nicht zu denken ist. Götte (28) hat ferner beobachtet, dass von nahe verwandten Gattungen der Würmer die erste Furche bei den einen die Medianebene darstellt, bei andern aber rechtwinkelig zur Medianebene steht, also der zweiten Furche ersterer Tiere entspricht.

Gegen den unzweifelhaft von mir festgestellten Anachronismus der beiden ersten Furchen beim Froschei wendet sich Hertwig wieder nicht mit Thatsachen sondern mit einer Frage:

„Sollte die Natur, wo es sich um fundamentale Geschehnisse handelt, sich solche Anachronismen erlauben[1])? Oder

---

1) Bei diesen Anschauungen O. Hertwigs ist es wohl nicht überflüssig, daran zu erinnern, dass bei dem fundamentalen Geschehnis der Furchung noch grössere Variationen als ein bloser Anachronismus zweier Furchungen vorkommen; so finden sich bei verschiedenen Spezies der Gattung Gammarus verschiedene Furchungstypen, und bei den Cladoceren weisen sogar das Sommer- und das Winterei desselben Tieres verschiedene Furchungstypen auf.

haben wir nicht in diesen Anachronismen einen Beweis für die Unhaltbarkeit des von Roux aufgestellten Gesetzes zu erblicken? Lehren sie uns nicht vielmehr, dass zwischen den ersten Furchungszellen und den späteren Körperabschnitten des Embryo die ursächlichen Beziehungen eben nicht bestehen, die von Roux angenommen und als „Sonderungen des Bildungsmateriales mit den differenzierenden und gestaltenden Kräften" bezeichnet werden?"

Darauf äussert Hertwig auf's Neue Zweifel bezüglich der von mir aus einem halben Froschei nach Abtödtung der zweiten Furchungszelle erhaltenen Halbbildungen. In seiner Arbeit: „Urmund und Spina bifida" hatte er die Annahme gemacht, ich hätte gar keine Halbbildungen sondern Ganzbildungen mit einer normal und einer anormal entwickelten Hälfte hervorgebracht. Diesen Einwand habe ich dadurch widerlegt, dass ich auf dem Anatomen-Kongress zu Wien im Mikroskop eingestellte Querschnitte bezüglicher Objekte während meines Vortrages cirkulieren liess, an welchen zu ersehen war, dass die zweite Hälfte unentwickelt, ja bei manchen Objekten blasig zersetzt war. Vermuthlich infolge des Berichtes von Teilnehmern am Kongresse macht Hertwig jetzt einen anderen Einwand. Er führt nämlich die Verschiedenheit meiner und Driesch's Resultate jetzt auf den Umstand zurück, dass in meinen Versuchen die die Operation überlebende Hälfte nicht wirklich isoliert war. „Denn neben ihr ist in der Eihülle, die durch das Anstechen mit heisser Nadel geschädigte Eihälfte zurückgeblieben, eine Dottermasse, welche sich weiter verändert mit der gesunden Zellenhälfte in Berührung bleibt und zur Ursache wird, dass diese sich in mehr oder weniger monströser Weise fortentwickelt."

Dem muss ich entgegenhalten, dass die unversehrte Hälfte sich oft zu einem so normalen halben Embryo entwickelt hat, dass von monströser Entwickelung keine Rede sein kann. Und selbst, wenn dies auch nur in einem einzigen solchen Fall vorgekommen wäre, so würde dieser Fall allein schon die Möglichkeit

der Selbstentwickelung der einen Furchungskugel zu einem halben Embryo dargethan haben. Wie stellt es Hertwig sich aber vor, dass eine ihrer Entwickelungsfähigkeit gänzlich beraubte unentwickelte, oft blasig zersetzte Eihälfte die andere befähigen soll, sich zu einem halben Embryo, ja sei es auch nur zu einer etwas missgebildeten Embryohälfte zu entwickeln? In den Versuchen Chun's (12) aber waren beide Eihälften von einander getrennt und lieferten gleichwohl sogar geschlechtsreife Halbbildungen. Hertwig fragt dagegen: „Was müssten es für wunderbare Prozesse sein, wenn sich eine wirkliche halbe Blastula, eine wirkliche halbe Gastrula und eine wirkliche Halblarve bilden sollte?"

Zunächst scheint berücksichtigungswert, dass diese Halbbildungen sich wirklich gebildet haben. Und „wunderbar" erscheint mir das nicht; selbst nicht, wenn, wie es beim Seeigelei und den Ascidien in der That der Fall war, nach Entfernung der getödteten Eihälfte die andere Furchungszelle sich fast zur Kugel abrundete; denn das geschah bei diesen Tieren zu einer Zeit, in der die Postgenerationsmechanismen noch nicht in Thätigkeit versetzt waren, so lange also die Mechanismen der direkten Entwickelung allein arbeiteten. Da konnte sich nach meiner Auffassung dies Geschehen fast ganz wie normal vollziehen. Beim Seeigel sind die zwei ersten (NB. soliden, nicht ausgehöhlten) Furchungskugeln schon normalerweise stark abgerundet und jede bildet gleichwohl unter Umordnung des Materiales der Furchungszellen eine halbe Morula, in Form einer halben Hohlkugel[1]). Hat sich nun eine isolierte erste Furchungszelle ganz gerundet, so sind entweder diese Ordnungsmechanismen ein wenig mehr thätig, oder wenn sie es nicht sind, so erhalten wir eine Semimorula, welche ein klein wenig von der normalen

1) Dieser fast allgemeine Vorgang der Selbstumordnung der Furchungszellen findet bei Turbellarien (Polycladen und Tricladen) in besonders hohem Grade statt.

halben Hohlkugelform abweicht; eine Differenz, die so gering sein wird, dass wir sie bei der Weichheit des Materiales kaum sicher feststellen könnten.

Nachdem Hertwig so diese von mir und Anderen ermittelten, zu seiner Theorie nicht passenden sicheren Thatsachen beseitigt zu haben glaubt, spricht er sich ganz im Sinne der oben mitgeteilten und widerlegten Auffassung Driesch's von der Gleichheit der Furchungszellen aus.

Schliesslich hat Hertwig auch selber ein Experiment, am Tritonei, gemacht und gefunden: „man „könnte" aus demselben höchstens schliessen: Bei den Tritoneiern wird durch die erste Teilungsebene das Bildungsmaterial für die Kopf- und für die hintere Rumpfhälfte gesondert. Bei Tritonen und Fröschen würden sich danach aus den beiden ersten Furchungskugeln ganz verschiedene Körpergegenden entwickeln, bei den Tritonen die vordere und die hintere, bei den Fröschen die linke und rechte."

Dieser scheinbar tiefgreifende Unterschied verliert sich sofort, wenn wir den Zustand beider Eier nach der zweiten Furchung betrachten; dann hat jedes dieser Eier vier Zellen, welche in gleicher Weise den vier Vierteln des Embryo entsprechen.

Der gänzliche Wegfall dieses angeblichen Gegensatzes beruht einfach darauf, dass ein solcher Gegensatz gar nicht besteht; sondern dass bloss eine zeitliche Vertauschung der beiden ersten Furchungen vorliegt. Hertwig's einzige bezügliche Beobachtung fügt sich somit vollkommen in die von mir ausgesprochene Auffassung.

Hertwig fährt jedoch fort: „Ein derartiges Endergebnis, meine Herren, ist wohl ein deutlicher Beweis, dass wir auch in dieser neueren Phase der Präformationstheorie auf einen Abweg geraten sind."

Im Anschluss an die letzte Besprechung meiner Arbeiten folgt dann das Endurteil:

„Der Fehler, in welchen schon so viele Forscher bei ihren Spekulationen über das Wesen der Entwickelung verfallen sind, besteht darin, dass sie Merkmale des ausgebildeten Organismus auf die ungeteilte Eizelle einfach zurück zu projizieren suchen und so die Dotterkugel mit einem System kleinster Teilchen bevölkern, die gröberen Teilen des Organismus qualitativ und auch in räumlicher Anordnung entsprechen sollen."

Dass diese Äusserung auf mich Bezug haben soll, hat für mich und wohl auch für jeden, der meine Arbeiten kennt, etwas Überraschendes.

O. Hertwig fährt fort:

„Bei diesem Verfahren wird übersehen, dass das Ei ein Organismus ist, der sich durch Teilung in zahlreiche, ihm gleichartige Organismen vermehrt, und dass erst durch die Wechselwirkungen aller dieser zahlreichen Elementarorganismen auf jeder Stufe der Entwickelung sich der Gesamtorganismus allmählich fortschreitend gestaltet. Die Entwickelung eines Geschöpfes ist daher nimmermehr eine Mosaikarbeit; vielmehr entwickeln sich alle einzelnen Teile stets in Beziehung zu einander oder die Entwickelung eines Teiles ist stets abhängig von der Entwickelung des Ganzen." (Die gesperrt gesetzten Wörter sind von mir hervorgehoben).

Nach dieser Äusserung O. Hertwig's ist also die Frage, die ich vor sieben Jahren als Alternative mit im Speziellen unendlich vielen Übergangsmöglichkeiten formuliert habe, und zu deren Lösung ich die Arbeit von Dezennien für nötig hielt, bereits definitiv entschieden und zwar im extremen Sinne der universellen Wechselwirkung: „dass alle einzelnen Teile des Organismus sich stets in Beziehung zu einander entwickeln, oder dass die Entwickelung eines Teiles stets abhängig von der Entwickelung des Ganzen ist."

Ergänzend äussert er sich in „Urmund und Spina bifida!":

„Nur dadurch entwickelt sich normalerweise die

linke Furchungszelle zur linken Körperhälfte, dass sie zu einer rechten Furchungszelle in Beziehung gesetzt ist."

Wie sich diese Auffassungen O. Hertwig's mit der Thatsache der von mir beobachteten Anachronismen in der Entwickelung der Keimblätter, oder gar mit dem Fehlen des unteren Blattes (Anentoblastia) bei wesentlich normaler Anlage der Teile der beiden anderen Blätter (8) und mit der Bildung der halben Embryonen vertragen, kann wohl dem eigenen Urteil der Leser überlassen bleiben.

Ferner spricht sehr gegen den Vollzug der individuellen Entwickelung durch allgemeines wechselseitiges gestaltendes Zusammenwirken aller Teile zum Ganzen die Thatsache, dass bei der Hauptklasse der Doppelbildungen, also bei denjenigen Doppelbildungen, welche dem von mir formulierten Gesetz der „doppelten Symmetrie der Organanlagen" (16) entsprechen, dass bei diesen das jedem von beiden Individuen in symmetrisch gleicher Weise fehlende Stück wirklich jedes beliebige, eben abgegrenzte Stück sein kann; und dass bei ihnen alle Organe bis zu der Vereinigungsebene in normaler Gestaltung vorhanden sind, so, als wenn von entwickelten geburtsreifen Zwillingen nachträglich in ebener Trennungsfläche symmetrische Stücke abgeschnitten und die Kinder mit den Schnittflächen zusammengefügt worden wären. Diese normale Gestaltung defekter Organe bis zu einer beliebigen Abgrenzungsebene, z. B. die einer 8 ähnliche Doppel-Kornea oder Doppel-Linse des dritten gemeinsamen Auges, spricht ebenso sehr für Selbstdifferenzierung sogar von Teilen dieser Organe, wie die gemeinsame Entwickelung zweier, jedes für sich ausgestalteter aber innigst vereinigter Gebilde das Fehlen des Thätigseins allgemeiner, sie zu einem Ganzen zusammenfassender Wechselwirkungen direkt bekundet.

Die Grundlage dieser ganzen Ansichten Hertwig's bildet seine „Vererbungstheorie" (13, pag. 476,) nach welcher „jedes

Teilstück der Eizelle durch den Kernteilungsprozess nach Quantität und Qualität gleichviel Erbmasse in ihrem Kern enthält."

Das Beweismaterial für diese gleichwertige Verteilung der Erbmasse auf alle Zellen des Organismus findet sich in seinem jüngst erschienenen Buche „Die Zelle und die Gewebe", Seite 277 zusammengestellt und besteht in Folgendem: erstens darin, dass jeder Organismus zahlreiche Ei- und Samenzellen hervorbringt; zweitens, dass bei vielen Pflanzen und ebenso auch bei vielen niedern Tieren fast jeder kleinste Zellkomplex des Körpers im Stande ist, das Ganze aus sich zu reproduzieren. Bezüglich des Unvermögens der höheren Tiere, sich so vollkommen zu regenerieren, sagt er im Anschluss an Joh. Müller „deswegen ist man aber nicht zu der Folgerung gezwungen, dass die Zellen der höheren und niederen Organismen insoferne verschieden wären, als die letzteren alle Eigenschaften der Art im latenten Zustand, also die Gesamtheit der Erbmasse, die ersteren dagegen nur noch Teile von ihr enthielten. Denn ebenso nahe liegt der Schluss, dass bei den höheren Tieren das Unvermögen der meisten Zellen, latente Eigenschaften zu entfalten, an den äusseren Bedingungen liegt, z. B. an der zu grossen Differenzierung des Zellkörpers, in welche die Erbmasse eingeschlossen ist und an anderen derartigen Verhältnissen."

Dagegen ist zunächst zu erwähnen, dass auch bei den niederen Tieren, z. B. bei Hydra nicht „fast jeder kleinste Zellenkomplex" des Körpers imstande ist, das Ganze aus sich zu reproduzieren; sondern dass dazu nach Nussbaum alle drei Zellschichten, also die Derivate beider Keimblätter nötig sind; dass dagegen grössere Zellenkomplexe bloss der äusseren oder inneren Schicht dies Vermögen nicht besitzen. Doch das ist ein für das gegenwärtig behandelte Problem unwesentlicher Punkt.

Das Wesentliche liegt darin, dass O. Hertwig folgert, weil in den Geschlechtszellen vollkommenes Material zur Ver-

mehrung der Individuen und in allen oder vielen somatischen Zellen vollkommenes Material zur Regeneration sich finde, sei überhaupt in allen somatischen Zellen vollkommen das gleiche Idioplasson, so dass auch die normale, direkte Entwickelung des Individuum aus dem Ei von diesem in allen Zellen gleichen Kernmateriale abgeleitet werden müsste. Sachliche Gründe für diesen Schluss werden wieder nicht beigebracht. Ich halte denselben weder logisch noch sachlich für berechtigt.

Ich halte vielmehr dafür, dass die oben erörterten Thatsachen der Halbbildungen etc. uns zu der Annahme nötigen, dass durch die Befruchtung Idioplasson aktiviert wird, welches bei den Furchungen qualitativ ungleich sich teilt; das ist das Material, welches die direkte Entwickelung des Individuum's bedingt; während gleichzeitig bei den ersten, eventuell auch bei späteren Eiteilungen Vollkeimplasson qualitativ halbiert wird, welches der eventuellen Post- und Regeneration dient. Das Idioplasson zur Bildung der männlichen resp. weiblichen Geschlechtszellen dagegen wird, so weit es nicht der Entwickelung dieser Zellen und ihres männlichen oder weiblichen Charakters sondern der späteren Entwickelung des neuen Individuums dient, von kleinsten Variationen abgesehen, meiner Meinung nach vom befruchteten Ei an bis zur Bildung der Richtungskörperchen immer qualitativ halbiert.

Als das Depot dieser beiderlei idioplastischen Materialien, in welchem aber auch gearbeitet wird, betrachte ich den Zellkern; und das idioplastische Material desselben vermuthe ich vorzugsweise in der bei der mitotischen Teilung der Längsspaltung und danach der Vertheilung auf die beiden neuen Centra unterliegenden Substanz.

Der Mechanismus der indirekten s. mitotischen Kernteilung vermag nun sowohl der von mir sogenannten qualitativen Halbierung, d. h. der Halbierung der Masse jeder einzelnen Qualität, wie auch jeder in bestimmter Weise qualitativ un-

gleichen Teilung zu dienen; und ich habe früher schon auch umgekehrt dargethan (26 und 16), dass jede dieser beiden Teilungsweisen des Mechanismus der indirekten Teilung bedarf. Wenn O. Hertwig annimmt, dass alle Kernteilungen nach meiner Terminologie „qualitative Halbierungen" seien, so stützt sich diese Annahme nicht darauf, dass die indirekte Teilung nur diese zu leisten vermöchte. Der Unterschied beider Teilungen liegt bloss in der Verschiedenheit der vor und während der Längsspaltung der Kernfäden wirkenden, sondernden Kräfte. Solche besonderen sondernden Kräfte sind in beiden Fällen nötig. Ich habe zwar dargethan (16), dass bei genügend grosser Aufreihung der Kernsubstanz in viele lange Fäden und Halbierung dieser Fäden an jedem ideellen Querschnitt derselben, eine geringe Anzahl von Qualitäten, welche in vielfacher Wiederholung in den Fäden vorkommen, rein durch die Wahrscheinlichkeit des Fehlerausgleiches an so vielen Halbierungsstellen beim Fehlen besonderer sondernder Kräfte auch in der Masse jeder einzelnen Qualität halbiert werden muss. Gleichwohl halte ich doch unter Berücksichtigung der geringen Anzahl von Fäden vieler Eizellen im Verhältnis zu den selbst bei sehr epigenetischer Entwickelung, (d. h. wenn man die Entwickelung des Individuum's vorzugsweise als wirkliche Produktion von Mannigfaltigkeit durch Wechselwirkung einer geringen Zahl verschiedener Teile auf einander auffasst) zur Übertragung der elterlichen Eigenschaften noch nötigen Anzahl verschiedener Qualitäten dafür, dass auch schon für eine qualitative Halbierung dieses Materiales entsprechende sondernde Kräfte thätig sein müssen. Dies auch deshalb, weil es bei genauer Erwägung wenig wahrscheinlich ist, dass in den zu spaltenden Kernfäden des Eies jede Qualität so vielfach enthalten sei, um durch mechanischen Fehlerausgleich halbiert werden zu können.

Ein fernerhin bei der Erwägung des Anteiles der verschiedenen

Entwickelungsmöglichkeiten zu berücksichtigender Umstand ist das allgemeine Vorkommen der indirekten Kernteilung an den Stellen, wo es sich um Vermehrung von Zellen handelt, die sich noch in besonderer Weise idioplastisch bethätigen sollen.

Diese Thatsache schränkt, wie mir scheint, die möglichen Arten gestaltender Wechselwirkungen innerhalb der Zelle und vielleicht auch der Zellen unter einander nicht unerheblich ein. Denn zur Entwickelung durch gestaltende Wechselwirkungen von nur wenigen verschiedenen Teilen auf einander, müssen diese gestaltenden Teile von vornherein ein typisches festes System von Richtungen bilden und am einfachsten und sichersten darin auch erhalten werden. Bei jeder indirekten Kernteilung erhält jedoch das Idioplasson eine neue, von seinem Ruhestadium wesentlich verschiedene Anordnung; gestaltende Wirkungen, die sich auf die frühere Anordnung gründeten, müssen daher durch die neue Anordnung gestört resp. unterbrochen werden. Es müsste, soweit die bezüglichen gestaltenden Wirkungen von der Anordnung des Ruhestadiums abhängig sind, nach jeder Teilung wieder wesentlich die gleiche Anordnung oder zur Weiterbildung eine typisch von der früheren Anordnung abweichende Anordnung hergestellt werden; und Entsprechendes müsste mit der Anordnung der Substanzteilchen in den Kernfäden bei der Teilung geschehen, soweit während der Teilung typisch gestaltende Wechselwirkungen stattfinden. Daher scheint mir der hohe Wechsel in der Anordnung des Idioplasson darauf hinzuweisen, dass die gestaltenden Wechselwirkungen nicht sehr von der gröberen, sichtbaren Anordnung des Idioplasson abhängig sind; dadurch wird ihr wahrscheinlicher Wirkungsumfang erheblich eingeschränkt und zugleich angedeutet, dass ihre Wirkungen mehr innerhalb kleinster Teile des Idioplasson sich vollziehen; wodurch wir weiterhin zur Annahme einer grösseren Anzahl verschiedener kleiner Teile geführt werden.

O. Hertwig lässt, wie wir vernahmen, das idioplastische

Kernmaterial aller Teilstücke des Eies, also aller Zellen des Individuums vollkommen gleichartig sein; und aus einem Komplexe solcher gleichbeschaffener Zellen müssen dann nach ihm, von einem nicht näher bezeichneten Momente an, durch „Wechselwirkungen" alle die typischen Differenzierungen, welche jeder Klasse, Gattung und Art zukommen, in gleichem wie der übertragene Teil der den Eltern eigentümlichen individuellen Eigenschaften entstehen.

Im Anschluss an Nägeli, de Vries u. A. nimmt Hertwig an, „dass im allgemeinen jede Zelle eines Organismus den ganzen Anlagekomplex von der Eizelle empfängt und ihre besondere Natur nur dadurch bestimmt wird, dass je nach den Bedingungen aus dem Anlagekomplex einzelne Anlagen oder Idioblasten in Wirksamkeit treten, während die anderen latent bleiben".

In welcher Weise aber können einzelne Idioblasten aktiv werden, und so die Natur einer Zelle bestimmen? In Bezug darauf giebt O. Hertwig der Hypothese von de Vries vor der von Nägeli den Vorzug. Jener nimmt eine Beeinflussung des Zellcharakters auf materiellem Wege an. De Vries denkt sich, dass in der Anlagesubstanz, während die meisten Pangene (sive Idioblasten O. Hertwig) inaktiv bleiben, einige in Wirksamkeit treten, wachsen und sich vermehren. Dabei wandert ein Teil von ihnen aus dem Kern in das Protoplasma aus, um hier ihr Wachstum und ihre Vermehrung in einer der Funktion entsprechenden Weise fortzusetzen. Das Verlassen des Kerns kann aber stets nur der Art geschehen, dass alle Arten von Idioblasten vertreten bleiben.

Nehmen wir an, diese Art der Bildung wäre an sich richtig; so genügt es für die Entwickelung eines typischen, den Eltern entsprechenden Organismus jedoch nicht, dass „einige" oder „ein Teil" von Idioblasten auswandern; sondern es ist nötig, dass

immer am rechten Ort zu rechter Zeit die rechten Idioblasten aktiviert werden.

Wie und wodurch soll dies nun an einem Haufen oder einer Schichte vollkommen aus gleichem Material bestehender Zellen bewirkt werden? Denn nicht bloss die Zellkerne sind nach Hertwig einander gleich, sondern auch die Zellleiber sind von vornherein einander wesentlich gleich, da ja nach ihm das Dottermaterial vollkommen isotrop ist. Eine entsprechende typische Ungleichheit der Gestalt der Zellen von Anfang an, von welcher wohl typische grössere Gestaltungen sich ableiten liessen, nimmt er auch nicht an; allerdings sind auch die Ungleichheiten der Gestalt der Zellen der Blastula oder der Keimscheibe so gering, dass nur wenige typische Gestaltungen davon ableitbar wären. Und auch gegen die typische Ausbildung dieser Ungleichheit der Zellgestalt würde sich bei den Grundannahmen der qualitativen Gleichheit des Idioplasson aller Zellen und der ursprünglichen Gleichheit der isotropen Zellleiber, ebenso wie gegen die typische Aktivierung von Idioblasten die Frage richten: woher und wodurch?

Wodurch kommt das System an typischer Gestaltung in die ganze, nach O. Hertwig gleichartige Masse?

Die Zell- und Kernteilung sind, wie ich dargethan habe, dazu geeignete Vorgänge; sie können als bestimmt gerichtete und qualitativ sondernde Vorgänge typische Verschiedenheiten und typische Ordnung produzieren und so nach und nach ein äusserst kompliziertes System typisch geordneter verschiedener Teile schaffen; und das wesentliche Urgeschehen künftiger typischer Gestaltung vollzieht sich dabei im Kernmateriale.

Hertwig traut der Kern- und Zellteilung in Bezug auf Richtung vielleicht deshalb nicht viel zu, weil er für die Furchung die Regel aufgestellt hat (29), dass „die beiden Pole des sich teilenden Kernes sich in der Richtung der grössten Protoplasmamassen einstellen", wodurch allerdings die mit diesem Prinzipe zu

produzierende Mannigfaltigkeit in ein sehr enges Schema gepresst und daher beschränkt wäre. Diese von Hertwig nicht exakt bewiesene und nicht in ihrem Geltungsbereich festgestellte, sondern wohl blos aus den bekannten Gestalten der durch die ersten Furchungen gebildeten Zellen abgeleitete Regel ist indes auch nur für die ersten, wenig differenzierten Zellen bezeichnend; nach den ersten Teilungen treten andere richtungsbestimmende Momente auf und kommen mit zur Geltung; und später kann man an entwickeltem, hochzelligem, einschichtigem Cylinderepithel oft sehen, dass die Kernspindel nicht in Längsrichtung der Zelle sondern der Querstellung genähert sich einstellt, obgleich zu dieser Möglichkeit der Raum von vorn herein fehlt und erst unter Verdrängung von Nachbarzellen besonders geschaffen werden muss, und trotzdem oft noch erheblich kleiner bleibt als der Raum in der Längsrichtung der Zelle.

Es ist also in der Wirklichkeit reichliche Gelegenheit zu den mannigfachsten Anordnungen der bei der Kernteilung geschiedenen Idioplassonten gegeben.

Da von den von Anfang der Entwickelung an nach Hertwig einander vollkommen gleichen Kernen typische, ungleiche gestaltende Wirkungen zur Bildung des Individuums nicht ausgehen können, so widerspricht Hertwig somit seiner eigenen Vererbungstheorie, nach welcher alle gestaltenden Eigenschaften durch das Kernmaterial übertragen werden.

Das gleiche wäre der Fall, wenn Hertwig sich entschlösse, entgegen seiner Isotropie des Dotters anzunehmen, dass die Zellen von vornherein typisch ungleiche Zellleiber hätten und dass dadurch die typische Verschiedenheit bei der Gleichheit aller Zellkerne bewirkt würde; denn dann würden die primären idioplastischen Eigenschaften, entgegen seiner Vererbungstheorie, statt im Kern im Zellleib liegen.

Nach seinen Prämissen muss O. Hertwig die Ursachen der typischen Gestaltungen nach aussen von den Zellkernen und

den Zellleibern also ganz nach aussen vom Ei legen. Ich habe aber (24) durch langsame Rotation von Eiern in einer vertikalen Ebene nachgewiesen, dass äussere gestaltende Einwirkungen zur Entwickelung des befruchteten Eies nicht nötig sind; auch würden diese nicht die den Eltern entsprechenden Gestaltungen bewirken können.

Weiterhin kann Hertwig sich nicht denken, dass bei der indirekten Kernteilung die richtige qualitative Sonderung des Materiales sich vollzöge. Kann er es sich deutlicher vorstellen, dass sie bei der Einwanderung des richtigen Kernmateriales in den Zellleib vor sich geht? Oder ist dabei keine bestimmte typische qualitative Materialscheidung nötig? Wie diese nach seiner und meiner Annahme nötige qualitative Materialscheidung im Speziellen vor sich geht, wissen wir beide nicht.

Nach meiner Annahme aber geht diese typische Sonderung gerade in derjenigen Phase vor sich, in der die gestaltende Kernsubstanz in typische Gebilde von kleinem Dickendurchmesser zerlegt und aufgereiht ist, welche dünnen Gebilde leichter von sondernden Kräften in ganzer Ausdehnung beherrscht werden können als grössere Massen. Das ist eben die Grundlage der von mir angenommenen und von vielen anderen Autoren gebilligten Bedeutung der indirekten Kernteilung.

Entschliesst sich O. Hertwig, um den Hauptteil seiner Vererbungstheorie aufrecht zu erhalten, zu der Annahme, dass die typischen Verschiedenheiten in der Auswanderung von Idioblasten in letzter Instanz doch von besonderen Beschaffenheiten der Zellkerne der verschiedenen Zellen abhängen, so muss er seiner Behauptung der vollkommenen Gleichheit aller Zellkerne widersprechen; bleibt er bei der Gleichheit aller Zellkerne, muss er das Wesentlichste seiner Vererbungstheorie, die Übertragung der Gestaltung durch das Kernmaterial fallen lassen.

Das ganze Dilemma lösst sich, sobald Hertwig mit mir von Anfang der individuellen Entwickelung an aktives und in-

aktives Idioplasson unterscheidet und ersteres, welches der direkten Entwickelung des Soma dient, von Anfang an in typischer Weise ungleich, letzteres aber eine Reihe von Zellteilungen hindurch gleich geteilt werden lässt. Über die spätere Gleichheit oder Ungleichheit der Teilung des Regenerationsplassons mit Hertwig gegenwärtig schon etwas Bestimmtes zu sagen, halte ich für verfrüht.

Das Ergebnis unserer Kritik der „Entwickelungstheorie" O. Hertwig's ist, dass in derselben nur für die Keimzellen und für die Post- und Regeneration aber nicht für die direkte oder normale Entwickelung der Individuen gesorgt ist.

Aber doch ist die Existenz typisch gebauter und, von kleinen Abweichungen abgesehen, durch Fortpflanzung in dieser typischen Weise wiedererzeugter Individuen so sicher gestellt, dass sie wohl von niemandem, selbst nicht von einem Autor, mit dessen „Theorie" sie sich nicht vereinbaren lässt, in Abrede gestellt werden kann. Wir müssen daher bei unseren Entwickelungstheorien auch für die sichere Übertragung entsprechender typischer Gestaltungsweisen sorgen. Denn genau genommen sind doch von allem Lebenden die Individuen die Hauptsache; ohne diese hat weder das Keim-, noch das Regenerationsplasson einen Wert. Nur weil und soweit die Zellen von der Eizelle verschieden geworden sind, stellen sie Teile eines unteilbaren Ganzen, also eines „Individuum" dar; und wohl nur dadurch können sie nach Verlusten in der obenstehend erörterten Weise veranlassen, dass die diesem, zur Zeit nicht mehr aktuell vorhandenem Individuum fehlenden Teile wieder aus dem Regenerationsplasson gebildet werden.

Da ich in den ersten Furchungszellen und später in vielen Zellen gleiches Post- und Regenerationsplasson annehme, obgleich die Leistungen desselben je nach der Lage und Grösse des Defektes sehr ungleich sind, so kann man mir einwenden,

dass ich selber gleich Hertwig eine Aktivierung von verschiedenen Idioplassonteilen aus gleichem Grundidioplasson voraussetze. Ich halte auch keineswegs die Aktivierung von ruhenden Kernbestandteilen bei der normalen Entwickelung für unmöglich oder überflüssig; sondern meine Differenz mit Hertwig bezieht sich darauf, dass diese ungleichen Aktivierungen, soweit es sich um typische Vorgänge der normalen Entwickelung handelt, auf mit dem Anfang der individuellen Entwickelung beginnenden typischen Ungleichheiten des aktiven Teiles der Kerne und daraus resultierenden typischen Ungleichheiten ihrer Wirkungen beruht.

Indem ihrerseits diese mit dem Beginne der individuellen Entwickelung anhebenden actuellen Ungleichheiten auf inactiven Ungleichheiten in dem, resp. den Fortpflanzungskörpern beruhen, stellt die „Continuität des Keimplasson" auch die Continuität der typischen Ungleichheiten der Individuen her.

Bei der Post- und Regeneration wird die Verschiedenheit der Auslösung in der oben erörterten Weise von den typisch verschiedenen Zellen des sich post- oder regenerierenden, in mehr oder weniger entwickeltem, d. h. differenziertem Zustande befindlichen Stückes des Individuums bewirkt. Es ist also in jedem Falle ein typisch Ungleiches vorhanden, welches daher auch aus gleichem Bildungsmateriale typisch Ungleiches aktivieren kann. Ich knüpfe somit bei allem individuellen Geschehen an die aktuellen Ungleichheiten an, deren Produktion mit den ersten Entwickelungsvorgängen beginnt und während der ganzen Entwickelung fortgesetzt wird. So bleibt die Kontinuität typischer Ungleichheit des Kernmateriales vom Beginne der Entwickelung des befruchteten oder parthenogenetisch sich entwickelnden Eies an bei allen späteren Vorgängen, auch bei der Regeneration erhalten und wirksam. Nach Hertwig dagegen ist eine solche Kontinuität typischer Ungleichheiten nicht vorhanden; sondern aus vollkommen unter

sich gleichen Teilen soll durch nicht typisch vermittelte, unbekannte Ursache plötzlich typisch Ungleiches entstehen.

Möge es mir gelungen sein, im Vorstehenden die behandelten schwierigen Probleme sachlich und klar genug darzustellen, um den aufmerksamen Leser zu einem richtigen Urteil über den gegenwärtigen Stand derselben zu befähigen.

Innsbruck, im Dezember 1892[1]).

1) Beim Abschluss vorstehender Abhandlung erhielt ich das neue grosse Werk „Weismann's über die Theorie der Vererbung". Die ausgebaute Theorie dieses hervorragenden Forschers kann nicht in wenigen Worten besprochen werden. Die bisher nur flüchtige Durchsicht des inhaltreichen, geistvollen Buches zeigt mir, dass unsere beiderseitigen Anschauungen in Bezug auf mehrere grundlegenden Verhältnisse übereinstimmen. In manchen Punkten zieht Weismann behufs der Aufstellung seiner Theorie weitere Konsequenzen aus den vorliegenden Thatsachen, als ich es in obenstehender Erörterung, die nur den Zweck hat, die Bedeutung unserer gegenwärtigen Kenntnisse über die behandelten Probleme klarzustellen und dadurch eine Grundlage für weitere Experimente zu gewinnen, für angezeigt gefunden habe. Da ich gleich Weismann die wesentlichen Ansichten eingehend begründet habe, so ist auch ohne besondere Darlegung der Leser der beiden Publikationen in den Stand gesetzt, die abweichenden Auffassungen gegeneinander abzuwägen.

Litteraturverzeichnis.

1. H. Driesch, Entwickelungsmechanisches. Anatom. Anzeiger 1892, Nr. 18.
2. Edm. B. Wilson, On Multiple and Partial development in Amphioxus. Anatom. Anzeiger 1892, Nr. 23.
3. O. Hertwig, Ältere und neuere Entwickelungs-Theorien. Rede, Berlin 1892.
4. Derselbe, Die Zelle und die Gewebe. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie, 9. Kapitel. Jena 1892.
5. W. Roux, Über die Leistungsfähigkeit der Prinzipien der Descendenzlehre zur Erklärung der Zweckmässigkeiten des tierischen Organismus. Breslau 1880.
6. Derselbe, Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo: Einleitung u. Beitrag I: Zeitschrift für Biologie, Bd. XXI, München 1885.
7. Derselbe, Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung: 1. Struktur eines hochdifferenzierten bindegewebigen Organes (der Schwanzflosse des Delphin). Archiv f. Anat. u. Physiol. anatom. Abt. 1883.
   2. Über die Selbstregulation der morphologischen Länge der Skelettmuskeln. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XVI, 1883.
   3. Beschreibung und Erläuterung einer knöchernen Kniegelenksanchylose. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt. 1885.
8. Derselbe, Beitrag V zur Entwickelungsmechanik des Embryo: Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwickelung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virchow's Archiv, Bd. 114, 1888.
9. L. Chabry, Contribution a l'embryologie normale et pathologique des ascidies simples. Paris 1887.
10. C. Fiedler, Entwickolungsmechanische Studien an Echinodermeneiern. In der Festschrift der Univers. Zürich f. Hrn. v. Nägeli u. Hrn. v. Kölliker, 1891.
11. H. Driesch, Entwickelungsmechanische Studien I. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwickelung. Experimentelle Erzeugung von Teil- und Doppelbildungen. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. 53, 1891.
12. Chun, briefliche Mitteilung, publiziert in Nr. 31.
13. O. Hertwig, Urmund und Spina bifida, Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 39, 1892.
14. M. Nussbaum, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. II. Mitteilung, Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra, Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 29, 1887.
15. W. Roux, Beitrag 6 zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Über die morphologische Polarisation von Eiern und Embryonen durch den elek-

trischen Strom, sowie über die Wirkung des elektrischen Stromes auf die Richtung der ersten Teilung des Eies. Wiener Sitzungsberichte math.-natur. Kl., Bd. CI, 1892.

16. Derselbe, Dasselbe Nr. 3. Über die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryos im Ei und über die erste Teilung des Froscheies. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1885, Nov. u. ff.
17. Derselbe, Referat über: H. Spitzer, Beiträge zur Descendenzlehre. Göttinger gelehrte Anzeigen 1886, Nr. 20.
18. P. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien. Berlin 1885.
19. D. Barfurth, Zur Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 37, 1891.
20. W. Roux, Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.
21. P. Eckardt, Über Hemitheria anterior. Diss. inaug., Breslau 1889.
22. W. His, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1874.
23. E. Pflüger, Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und auf die Entwickelung des Eies. Archiv f. d. ges. Physiologie, 1883, Bd. 32.
24. W. Roux, Beitrag 2 zur Entwickelungsmechanik des Embryo: Über die Entwickelung der Froscheier bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. Breslauer ärztl. Zeitschrift 1884, Nr. 6.
25. G. Born, Biologische Untersuchungen I: Über den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 24, 1885.
26. W. Roux, Über die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo. Leipzig 1883.
27. E. Korschelt u. K. Heider, Lehrbuch der vergl. Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1890 u. 1891.
28. Alex. Götte, Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Tiere. II. Heft, 1884.
29. O. Hertwig, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte, I. Aufl., pag. 39.
30. W. Roux, Die Entwickelungsmechanik der Organismen, eine anatom. Wissenschaft der Zukunft. Rede. Wien 1890.
31. Derselbe, Über das entwickelungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verh. d. anat. Gesellsch. z. Wien 1892.
32. F. Marchand, Realencyklopädie der gesamten Heilkunde von Eulenburg 1881. Artikel Missbildungen.
33. Spallanzani, Prodromo di un opera da imprimersi sopra le riproduzioni animali. Modena 1768.
34. W. Roux, Beiträge z. Entwickelungsmechanik des Embryo. Nr. 4. Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Kopulationsrichtung des Eikernes und des Spermakernes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 29.
35. Derselbe, Referat über H. Spitzer's Beiträge zur Descendenzlehre. Göttinger gelehrte Anzeigen 1886, Nr. 20, S. 807.

XIII.

DAS
SCHWANZENDE DER CHORDA DORSALIS
BEI DEN
WIRBELTIEREN.

VON

DR. MED. VICTOR SCHMIDT.

Aus dem vergleichend-anatomischen Institut der Universität Dorpat.

Mit 12 Abbildungen auf Tafel XVI, XVII u. XVIII.

Die schon lange bekannte Thatsache, dass in den regenerierten Schwänzen von Tritonen und Eidechsen statt der Wirbel ein knorpeliges Gebilde vorhanden ist, veranlasste H. Müller als ersten, das Schwanzende der Wirbelsäule normaler Tritonen zu untersuchen. Der dabei von ihm erhobene Befund war sehr auffällig, denn die Wirbelsäule endigt bei diesen Tieren nicht mit einem knöchernen Wirbel, sondern läuft in einen kontinuierlichen knorpeligen Strang aus. Durch die Form und Anordnung der Knorpelzellen ist dieser Strang zum grössten Teil in Wirbelkörper gegliedert und verliert sich ohne scharfe Grenze in reiches kleinzelliges Gewebe (43, pag. 7). Müller glaubt nicht annehmen zu können, dass die Chorda sich im Schwanzende in Knorpel umgewandelt hat, „da sich der Knorpelstrang des normalen Schwanzendes an den Intervertebralknorpel anschliesst, hinten diffus in eine weiche Masse ausgeht, und der so sehr ähnliche regenerierte Knorpelstrang sicher nicht aus der Chorda entstand" (43, pag. 8). Am Schlusse der Arbeit spricht er die Ansicht aus, „dass bei Tritonen an dem hinteren Ende der Wirbelsäule das ganze Leben hindurch (oder wenigstens sehr lange) sich ein Zustand erhält, welcher dem embryonalen einigermassen nahe steht" (43, pag. 21). Lange Zeit blieb diese Mitteilung die einzige über das Schwanzende der Wirbelsäule bei den urodelen Amphibien. Die nächste Angabe über diese Verhältnisse stammt von Flesch; er untersuchte den Axolotl und kam zum Ergebnis, dass der

„Endstab", wie er das Gebilde nennt, aus Elementen hervorgeht, die selbständig sind, und keine Beziehung weder zum Chordagewebe noch zu deren Scheiden, noch auch zu den, beim Axolotl in der Nähe der Schwanzspitze zwischen deren Blättern nachweisbaren kleinen Zellen, hat (11, pag. XXX). Die mikroskopische Untersuchung des Endstabes ergab nach Flesch, dass der Endstab nicht aus Chordagewebe besteht. Die Untersuchungen, die Fraisse an erwachsenen Exemplaren von Pleurodeles Waltlii anstellte, führten auch diesen Forscher zu der Ansicht, dass der Knorpelstab am Ende der Wirbelsäule nicht mit der Chorda zusammenhinge, „denn er sitzt dem letzten Chordarest, die mit spitz zulaufender Chordascheide endigt, kappenartig auf" (13, pag. 364).

Aus den Beobachtungen dieser Forscher ging somit hervor, dass bei den urodelen Amphibien das Schwanzende der Wirbelsäule der Chorda dorsalis entbehrt. Dieser Befund war um so auffälliger, als in keiner der anderen Wirbeltierklassen etwas ähnliches beobachtet worden war.

Abweichend von Flesch und Fraisse gelangte Barfurth bei seinen Regenerationsstudien an Amphibienlarven zu der Überzeugung, dass bei Triton der „Knorpelstab" genetisch zur Chorda gehöre und deshalb „Chordastab" zu nennen sei (5, 6). Ich selber lieferte dann durch Untersuchung der Entwickelung dieses Gebildes bei Siredon den Beweis, dass thatsächlich der sogenannte Knorpelstab aus echten Chordazellen entsteht, also ein „Chordastab" ist (54).

Durch Köllikers Untersuchungen der Schwanzwirbelsäule wissen wir, dass bei einer Reihe von Fischen die Chorda sich noch jenseit des Endes der Wirbelsäule erstreckt und dabei bei einigen allein, bei anderen mit dem Rückenmark von einem Knorpelrohr umschlossen wird, oder auch nur von einer unvollständigen Knorpelscheide umgeben ist. Die Wirbelsäule zeigt auch in ihrem freien Ende dieselben Bestandteile, wie in den

vorderen Abschnitten, nur bei Polypterus und Lepidosteus ist sie stellenweise in hyalinen Knorpel umgewandelt (29, pag. 21).

In Betreff des Schwanzendes der Wirbelsäule bei Reptilien finden sich nur die kurzen Erwähnungen von Müller und Fraisse; ersterer sah bei einer normalen Eidechse als letztes Ende der Wirbelsäule ein kleines Knötchen aus unvollkommener Knochensubstanz, ohne Bogen (43, pag. 19); Fraisse erwähnt ganz kurz, dass sich auch bei Lacerta am Ende der Chorda ein freilich sehr kleiner Knorpelstab vorfindet (12, pag. 12).

Für Vögel- und Säugetierembryonen lehren uns die Untersuchungen von Braun (7, 8, 9), dass die Chorda in ihrem hinteren Ende lange Zeit auf einer jüngeren Entwickelungsstufe verharrt; bei einigen Vögeln ist dieses Chordaende von dem umgewandelten Abschnitt der Chorda durch eine scharfe Grenze abgesetzt, welche auch die Grenze für die Anlage der Wirbelsäule abgiebt, denn um das Ende der Wirbelsäule legen sich keine Wirbel an; dieses freie Chordaende wird aus rundlichen Zellen gebildet und spaltet sich zuweilen der Länge nach; Braun bezeichnet es mit „Chordastäbchen" (7, pag. 174); im weiteren Verlauf der Entwickelung fällt das Chordastäbchen der Resorption anheim. Desgleichen findet auch um das Chordaende der Säugetierembryonen keine Wirbelanlage statt; das über die Wirbelsäule hinausragende Stück der Chorda ist oft geteilt, gewunden oder geschlängelt und schwindet in späterer Zeit vollkommen. — Schon vor Braun hatte E. Rosenberg die Beobachtung gemacht, dass bei menschlichen Embryonen die Chorda die Wirbelsäule überragt; in späterer Zeit knäuelt sich dieses Chordaende stark auf (50, pag. 123). Nachdem nun meine Untersuchungen an Larven vom Axolotl ergeben hatten, dass der sog. Knorpelstab der Chorda angehört, dass er das nicht hyalin umgewandelte Chordaende ist, unternahm ich es auch die anderen Wirbeltierklassen auf das Schwanzende der Chorda zu untersuchen. Ich übergebe hiermit meine Untersuchungen der Öffentlichkeit, wenn

gleich ich mir wohl bewusst bin, dass sie noch lange nicht vollständig sind. —

Da eine nähere Kenntnis der Chordascheiden erforderlich war und die Frage nach ihrer Struktur und Genese noch nicht erledigt ist, so hielt ich es für angezeigt, meine dahingehenden Beobachtungen gleichfalls mitzuteilen.

Bevor ich zur Schilderung meiner Befunde übergehe, sei es mir gestattet, Herrn Professor Dr. D. Barfurth, meinem verehrten Chef und Lehrer, auf dessen Anregung diese Arbeit entstand, meinen innigsten Dank auszusprechen für die vielfachen mir jederzeit aufs liebenswürdigste erteilten Ratschläge und für die Anregung, die mir durch ihn allzeit zu Teil wird. —

I. Chordascheiden.

1. Pristiurus melanostomus.

Die ersten Angaben über die Chordascheiden der Selachier macht Joh. Müller: er beschreibt an einem Fötus von Squalus galeus zwei Röhren um die Wirbelsaite: ein dieser unmittelbar anliegendes „fibrinöses, aus Cirkelfasern gebildetes Rohr", — die Scheide der Gallerte, und um diese ein fibrös-knorpeliges — die äussere Scheide (44, pag. 80). Die Scheide der Chorda dorsalis gehört nach ihm zum Sehnengewebe „und zwar zu demjenigen, das man gewöhnlich Faserknorpel nennt" (44, pag. 77). Nach Leydig besteht die Scheide der Haie aus undeutlich faseriger Gallertmasse mit Zellen, die Knorpelzellen gleichen (38, pag. 150). In einer Reihe von Arbeiten beschäftigt sich Kölliker mit den Chordascheiden der Wirbeltiere; in den ersten Arbeiten beschreibt er die Scheide der Selachier als aus folgenden Teilen zusammengesetzt: zunächst der Wirbelsäule eine elastische Haut, Elastica interna, eine diese umschliessende bindegewebige Scheide: Tunica fibrosa, welche die eigentliche Scheide darstellt, und eine äussere elastische Haut, Elastica externa; die Elastica interna entspricht

nach ihm der strukturlosen Chordascheide der Embryonen höherer Wirbeltiere und darf vielleicht wie diese als ein Ausscheidungsprodukt der Chordazellen angesehen werden (30, pag. 194, 195); in den späteren Arbeiten nennt Kölliker die Elastica interna — eigentliche oder innere Chordascheide und die Tunica fibrosa — äussere Chordascheide; erstere ist wahrscheinlich ein Abscheidungsprodukt der Chordazellen und stets zellenlos, letztere ist zellenhaltig und stammt vom mittleren Keimblatt ab — (31, 32, pag. p. 342).

Ebenfalls drei Schichten unterscheidet Gegenbaur in der Chordascheide der Selachier. Die mittlere Schicht besteht aus Knorpel, die beiden anderen sind elastische Lamellen (15, pag. 61); die Elastica interna sieht Gegenbaur für die „eigentliche Chordascheide“ als eine durch die Gesamtreihe der Wirbeltiere hindurchlaufende Bildung“ an (15, pag. 63); die mittlere Schicht ist nach ihm ein Teil, der sich frühzeitig von der skeletbildenden Schicht abgetrennt hat, und von ihr durch eine äussere elastische Lamelle geschieden ist; in der folgenden Arbeit, in der sich Gegenbaur eingehend mit den Chordascheiden beschäftigt, ändert er jedoch seine Ansicht und erklärt, die mittlere bindegewebige Hülle könne nicht zur skeletbildenden Schicht gerechnet werden, da sie von ihr durch eine elastische Membran geschieden ist, sie müsse daher der Chorda oder vielmehr deren Scheide zuerteilt werden (16, pag. 377, 378); diese sei homolog der Cuticularscheide der höheren Wirbeltiere; die Elastica interna sei unbeständig und eine Differenzierung der Bindesubstanzschichte (16, pag. 384). Er fasst daher die mittlere Schicht als ein Produkt der Chordaepithelzellen auf, indem diese in ihrem ganzen Umfange eine Intercellularsubstanz abscheiden, während diese Zellen bei den höheren Wirbeltieren nur an ihrer Oberfläche eine homogene Masse — die Cuticula — absondern (16, pag. 384). Diese Ansicht und die Homologisierung einer Cuticula mit einer bindegewebigen Schicht giebt Gegenbaur bald wieder

auf und erklärt die Elastica interna der Selachier für die primitive oder cuticulare Chordascheide, die bei allen Wirbeltieren vorhanden ist, die mittlere bindegewebige Schicht und die Elastica externa sind Bildungen der skeletogenen Schicht — eine skeletogene Chordascheide (18, pag. 126, 127). Damit ist Gegenbaur zu derselben Auffassung wie Kölliker gelangt.

In Betreff der Angaben Kölliker's äussert sich W. Müller, dass jener die der Chorda eigentümliche Hülle bei den Haien übersehen habe und unrichtigerweise die Elastica interna direkt der Chorda aufsitzen lasse (45, pag. 350), während sie die Aussenfläche der eigentlichen Hülle überziehe; bereits Götte stellt die Beobachtung W. Müller's zurecht, indem dieser und nicht Kölliker die cuticulare Chordascheide übersehen hat, und für die von ihm genannte Cuticula chordae die vorübergehend zellenfreie Innenzone der Aussenscheide (skeletogene Chordascheide Gegenbaur's) gehalten hat (20, pag. 470). Ferner wendet sich W. Müller gegen die Ansicht Kölliker's, dass die Matrix der cuticularen Chordascheide die Chordagallerte sei; W. Müller ist mit Gegenbaur der Meinung, dass die Cuticula ein Produkt der protoplasmareichen Rindenschicht ist. — (45, pag. 351).

Götte (20) und Balfour (23) stimmen in ihren Angaben mit den vorher erwähnten Autoren überein.

Während bisher die Ansicht bestand, dass die skeletogene oder äussere Chordascheide sich durch die Bildung der Elastica externa von der skeletogenen Schicht abgrenzt, berichtet jetzt A. Schneider einen anderen Befund: er findet bei jungen Embryonen eine zweischichtige Membran um die Chorda, deren innerste Schicht aus zarten querverlaufenden Fibrillen besteht; bei älteren Tieren treten zwischen beiden Schichten Zellen auf, wobei die innere an Dicke zugenommen hat und eine deutliche fibrilläre Struktur hat; bei noch älteren Tieren nimmt die zellführende Schicht an Dicke zu und besitzt eine Elastica interna: es bildet sich also die zellenhaltige Chordascheide dadurch, dass

Zellen durch die äussere Schicht der ursprünglich zweischichtigen Scheide, welche die Elastica externa ist, in die innere Schicht hinein wachsen (54, pag. 48).

In seiner Entwickelung des Acipenser ruthenus äussert sich Salensky, dass die cuticulare Scheide der Selachier wahrscheinlich als eine Abscheidung von Mesodermzellen entsteht, wie die Elastica externa des Sterlets; denn diese ist nach seiner Meinung homolog der cuticularen Chordascheide der Selachier (52, pag. 394—404), obgleich auch beim Acipenser nach Salensky eine von den Chordaepithelzellen ausgeschiedene Scheide nach innen von der Elastica externa vorhanden ist. —

Ohne die Angaben Schneider's zu erwähnen, beschreibt auch Retzius bei jungen Acanthiasembryonen eine cuticulare Chordascheide, welcher die Elastica externa dicht anliegt; zwischen beiden entwickelt sich bei älteren Embryonen eine faserig-knorpelige, zellenführende Schicht, auf welche Weise kann Retzius nicht angeben. Beim erwachsenen Acanthias ist die cuticulare Scheide nicht mehr vorhanden, ob sie verschwunden ist oder ob Zellen in sie eingetreten sind, kann Retzius nicht entscheiden; nach innen von ihr findet sich bei älteren Embryonen und erwachsenen Exemplaren von Acanthias eine Limitans interna — (49, pag. 101—104), welche Kölliker ursprünglich als Elastica interna beschrieben hat.

Nach Hasse entwickelt sich bei den Elasmobranchiern als eigentliche Chordascheide nur die Cuticula chordae (Elastica interna), die vom Chordaepithel gebildet wird (24, pag. 15); zu dieser tritt die skeletogene Chordascheide oder das skeletogene Chordarohr. Dieser Teil der skeletogenen Schicht trennt sich von dem Bogenteil desselben ab durch Ausbildung einer cuticularen Membran, der Elastica externa oder wie Hasse vorschlägt: Elastica sceleti (24, pag. 16, 17).

Gegen eine cuticulare Scheide bei den Haien spricht sich Lvoff nach Untersuchungen an Acanthias aus. Er sieht sie als

„Produkt einer cuticularen Umwandlung des äusseren Teiles der Chordaepithelzellen" an (42, pag. 470, 41 pag. 332). Die Chordascheide besteht aus drei Teilen: einem inneren zellenlosen Teil, einem mittleren gut entwickelten zellenhaltigen, und der Elastica externa und wird in allen ihren Teilen vom perichordalen Bindegewebe gebildet (42, pag. 471, 472; 41, pag. 332, 334).

Von Selachiern habe ich Embryonen von Pristiurus melanostomus untersucht; ich verdanke dieselben der Liebenswürdigkeit von Herrn Professor Barfurth, welcher sie von der Neapler zoologischen Station für das vergleichend-anatomische Institut verschrieben hatte.

Die meisten Autoren, die sich mit der Chorda dorsalis der Selachier beschäftigt haben, beschreiben eine cuticulare Scheide der Chorda, welche ein Erzeugnis der Rindenzellen der Chorda, des sog. Chordaepithels (Gegenbaur, 17, pag. 57) sei. Balfour berichtet, dass sie zwischen den Stadien C und D auftritt (1, pag. 648), also bereits in einer sehr frühen Zeit. Desgleichen finde ich auch an meinen Präparaten dass die cuticulare Scheide bereits vorhanden ist, wenn die Chordazellen noch vollkommen protoplasmatisch sind; sie erscheint in den mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten, als eine dunkle, homogene kontinuierliche Linie; aus dieser Beobachtung scheint mir hervorzugehen, dass die cuticulare Chordascheide ein Produkt aller der Chordazellen ist, welche an der Peripherie der Chorda angeordnet sind; in späterer Zeit, wenn in der Chorda die Sonderung in hyaline und protoplasmatische Zellen vor sich gegangen ist, kann die stattfindende Dickenzunahme der Cuticula nur durch die Thätigkeit der protoplasmatisch gebliebenen Rindenzellen erfolgen. Ein grosser Teil jener Zellen, die ursprünglich an der Peripherie der Chorda lagen und zur

Bildung der Cuticula beitrugen, ist hyalin geworden und nachträglich durch die Rindenzellen von letzterer abgedrängt worden. Ich kann daher Lvoff nicht zugeben, dass „diese Cuticula als Produkt einer cuticularen Umwandlung des äusseren Teiles der Chordaepithelzellen“ (42, pag. 470) betrachtet werden muss und der Scheide nicht angehört. Nach den Präparaten, die mir vorliegen, muss ich sie für ein Absonderungsprodukt der Zellen erklären, da es mir sonst nicht erklärbar wäre, wie Zellen, deren peripherer Teil cuticular umgewandelt wäre, nachträglich sich von diesem ablösen könnten; als Absonderungsprodukt hat dieses Gebilde jedoch eine gewisse Selbständigkeit und stellt damit eine Hülle der Chorda dar.

Wenn ich daher annehme, dass an der ersten Bildung der kutikularen Chordascheide auch solche Zellen beteiligt sind, die sich späterhin umwandeln, so stimme ich darin mit Gegenbaur (18, pag. 123), Götte (20, pag. 467) und Hasse (23, pag. 15) überein, dass das fernere Wachstum dieser Scheide durch die Thätigkeit der Rindenzellen erfolgt.

Nachdem in den protoplasmatischen Chordazellen die hyalinen Massen aufgetreten sind (Embryonen von 7 mm Gesamtlänge), lagern sich einzelne Zellen des umgebenden indifferenten Gewebes der cuticularen Chordascheide von aussen an. Mit zunehmendem Alter wird diese Anordnung immer deutlicher, bis schliesslich bei Embryonen von 16 mm Gesamtlänge sich um die Chorda eine besondere Schicht kenntlich macht. Durch die in Bezug auf die Chorda konzentrische und verhältnismässig dichte Anordnung ihrer Zellen unterscheidet sie sich deutlich vom umgebenden Gewebe. Dieses Verhalten ist bereits von Balfour (2, pag. 416) und Götte (20, pag. 471) beschrieben worden, letzterer bezeichnet diese Zellschicht als „äussere zellige Chordascheide“ (20, pag. 471). Die Zellen sind in diesem Stadium jedoch nicht mehr indifferent rundlich, sondern beginnen sich zu strecken und zwischen ihnen sind bereits Fasern wahrnehmbar

An vier Stellen des Chordaumfanges in den Winkeln zwischen Chorda und Rückenmark resp. ventralem Gefäss, macht sich eine stärkere Anhäufung der Zellen bemerkbar — die ersten Anlagen der Bogen.

Zwischen Rückenmark und Chorda konnte ich zu dieser Zeit auf einer ganzen Reihe von Querschnitten nur vereinzelte Zellen erkennen, überall lag das Rückenmark der cuticularen Scheide der Chorda dicht an.

Ein älteres Stadium von 22 mm wies bereits deutliche Bogenanlagen auf, die der Chorda direkt aufsassen; zwischen den einzelnen Zellen namentlich der näher zur Chorda gelegenen Reihe war bereits Intercellularsubstanz aufgetreten, die Bogenanlagen gingen somit ins knorpelige Stadium über. (Fig. 12 *ob.*) Zwischen den ventralen und dorsalen Bogenanlagen einer Seite liegt ein zellenhaltiges Fasergewebe; die Kerne erscheinen spindelförmig, die Zellen laufen mit ihren Enden in Fasern aus; die Zellen und Fasern sind konzentrisch zur Chorda angeordnet. An den Bogenanlagen geht dieses Gewebe direkt in das Gewebe der Bogenanlage über, wobei die Zellen und Kerne allmählich eine runde Form annehmen. (Fig. 12 *Z.*) Die Zellen der tiefsten Reihe der Bogenanlage, die der Chorda aufsitzt, zeigt ein von den übrigen Zellen etwas abweichendes Verhalten, indem sie platter sind, die Kerne sich der Spindelform nähern. Die Verbindung der beiden oberen Bogenanlagen unterhalb des Rückenmarkes findet durch dasselbe Fasergewebe statt, das jedoch weniger mächtig und weniger zahlreich ist, als das an den Seiten der Chorda. Eine besondere Grenzmembran zwischen diesem Gewebe und dem umgebenden interstitiellen Gewebe ist nicht vorhanden.

Nach aussen von der cuticularen Scheide ist jedoch eine äusserst feine Linie wahrnehmbar, die an manchen Stellen des Querschnittes deutlicher ist, an manchen zu verschwinden scheint; dieselbe ist auch zwischen den Bogenanlagen und der cuticularen

Scheide vorhanden (Fig. 12 *El*); bisweilen macht es den Eindruck, als würde ihre Kontinuität durch eine schmale Zelle unterbrochen. Die Cuticularscheide selbst ist im Vergleich zu früheren Stadien um ein geringes dicker geworden.

Gegenbaur beschreibt dasselbe Stadium von Acanthias (18, pag. 125). Mein Befund stimmt vollkommen mit dem seinigen überein, nur erwähnt Gegenbaur nichts von einer zweiten der cuticularen Scheide anliegenden Membran. Da Gegenbaur bei bedeutend älteren Embryonen eine nach aussen durch eine kontinuierliche sehr feine Membran scharf abgegrenzte Ringfaserschicht um die cuticulare Scheide findet, und erst dieser die knorpeligen Bogen aufsassen, die durch indifferentes Gewebe unter einander verbunden waren, so folgert er daraus, „dass die sogenannte Chordascheide samt der sie von den Bogen abgrenzenden Elastica externa eine spätere aus der skeletogenen Schicht entstandene Differenzierung ist, die teils an den Basen der Bogen, teils an dem dieselben unter einander verbindenden Gewebe auftrat" (18, pag. 126). Ebenso wie Gegenbaur schildert Balfour die vorliegenden Verhältnisse (2, pag. 416—418). Götte scheint dieses Stadium nicht vorgelegen zu haben, da er nach dem Stadium, in dem um die cuticulare Chordascheide nur eine Zellschicht angeordnet ist, gleich eines erwähnt, in dem bereits die äussere zellige Chordascheide durch eine feine Cuticula nach aussen abgeschlossen ist (20, pag. 471—472). Aus diesem Grunde wendet er sich auch gegen Gegenbaurs Ansicht, „dass die Anlage der äusseren Chordascheide wenigstens zum Teil von den Bogenbasen herrühre" (20, pag. 473). Da ich keine ältern Stadien untersucht habe, kann ich in dieser Frage nichts aussagen; das zeigt jedoch auch die Fig. 12, dass zu einer gewissen Zeit die Bogenanlagen direkt der Chorda aufsitzen, somit eine röhrenförmige Anlage der äusseren Chordascheide nicht vorhanden ist. Es fragt sich überhaupt, ob das von mir erwähnte Fasergewebe zwischen den Bogenanlagen die Chordascheide ist,

denn wie Schneider schildert, wird um die Kutikularscheide zunächst die Elastica externa gebildet und erst dann wachsen zwischen diese und die cuticulare Scheide Zellen hinein und bilden die äussere Scheide (54, pag. 47, 48). Denselben Befund erhebt auch Retzius (49, pag. 97, 98). Nachträglich hat auch Balfour die Angaben Schneiders bestätigt (3, pag. 490). Das Vorhandensein einer besonderen Membran um die cuticulare Scheide in meinem Präparat habe ich erwähnt (Fig. 12 *El*); nach den eben angeführten Befunden von Schneider und Retzius ist sie die Elastica externa; Schneider giebt an, dass die nach innen von ihr gelegene Membran aus querverlaufenden Fibrillen besteht; an meinen Präparaten sehe ich die erwähnte Schicht stets homogen.

Während Hasse die Elastica externa für eine cuticulare Membran hält und ihr den Namen Cuticula sceleti giebt (24, pag. 16, 17), findet Retzius, sie sei „eine sehr dünne elastische Membran, welche sehr durchbrochen, sogar netzförmig erscheint" (49, pag. 96). Lvoff, der bedeutend ältere Tiere untersucht hat, behauptet, dass die Elastica externa sich nirgends als Ausscheidung bildet, „weil sie nicht strukturlos ist, sondern aus elastischen Fasern besteht" (42, pag. 473). Meine Präparate ermöglichen es mir nicht, die Frage, ob es sich hier um eine Cuticula oder um eine aus elastischen Fasern gebildete Membran handelt, zu entscheiden, doch wollte es mir scheinen, als nehme sie ihre Entstehung aus Faserfortsätzen der anliegenden Zellen.

In allerjüngster Zeit beschreibt Rabl ein, wie mir scheint, um ein geringes älteres Stadium als das von mir untersuchte; Rabl findet nämlich, dass die Elastica externa nicht überall auf dem Querschnitt in gleichem Abstand von der Chorda diese umgiebt; an den Seitenflächen der Chorda liegen die beiden Elasticae unmittelbar aneinander, entfernen sich an der Basis der dorsalen Längsleisten von einander und an der Ventralseite ist der Abstand zwischen ihnen am grössten. An den Stellen,

wo die Elasticae einander nicht anliegen, finden sich zwischen ihnen die Zellen der skeletogenen Chordascheide (48, pag. 90). Rabl spricht dann die Vermutung aus, dass die Elastica externa nicht der skeletogenen Scheide, sondern der dieser aufliegenden Gewebsschicht den Ursprung verdankt (48, pag. 91). Es mag hier darauf hingewiesen sein, dass bereits A. Schneider die Beobachtung gemacht hat, dass zwischen den beiden Elasticae die ursprünglich einander anliegen, Zellen auftreten, und zwar zuerst auf der ventralen Seite der Chorda (54, pag. 48).

2. Knochenfische.

Die ersten Angaben über die Chordascheide der Teleostier stammen von Kölliker. Er drückt sich dahin aus, dass die Chordascheide der Teleostier zwar ebenfalls aus drei Schichten besteht, wie die der Plagiostomen, in ihrer Bedeutung aber der Elastica interna allein gleichzustellen ist. Kölliker bezeichnet sie als innere oder eigentliche Scheide; sie ist nach ihm eine Abscheidung der Chordazellen und immer ohne Zellen, kann jedoch eine faserige Struktur annehmen und eine äussere oder äussere und innere elastische Lage besitzen (31). Diese elastischen Begrenzungslagen nennt Kölliker Limitans externa und Limitans interna der inneren Scheide (32, pag. 342). Gegenbaur unterscheidet an der Chordascheide der Teleostier eine äussere elastische und eine innere Cuticularmembran; die letztere ist nach ihm „nachweisbar — ganz bestimmt in der ersten Anlage — das Abscheidungsprodukt einer Zellenschichte“ (16, pag. 377). An der Cuticularmembran findet er eine feine radiäre Strichelung als Ausdruck von Porenkanälen. Gegenbaur setzt zunächst diese Cuticularmembran homolog der skeletogenen Scheide der Selachier, obgleich die erstere eine zellenlose Cuticula, die andere eine bindegewebige Scheide ist (16, pag. 384 bis 386); bald jedoch giebt Gegenbaur diese Ansicht auf und

erklärt, dass die Chordascheide der Teleostier der Elastica interna der Selachier entspricht; er bezeichnet sie als cuticulare Chordascheide (18, pag. 127). Die Elastica externa fasst er als innere Grenzmembran der skeletogenen Schicht auf und nennt sie Limitans interna, im Gegensatz zur Elastica externa der Selachier, die er Limitans externa nennt.

W. Müller bestätigt für die Knochenfische die Anwesenheit einer cuticularen Scheide; er schlägt für sie den Namen Cuticula chordae vor und deutet sie wie Gegenbaur als Erzeugnis der protoplasmareichen Rindenschicht der Chorda; die Cuticula wird von einer elastischen Hülle umgeben (45, pag. 349, 351).

Das Vorhandensein einer homogenen Elastica externa, welche die cuticulare Scheide überzieht, leugnet Götte; er findet bei jungen Lachsen, Forellen und Hechten statt der homogenen Elastica eine aus zarten abgeplatteten Zellen zusammengesetzte dünne Haut, die sich isolieren lässt; sie ist daher nach ihm eine echte äussere Chordascheide in dem Sinne wie bei den Plagiostomen (21, pag. 121).

Eine eigentliche Scheide der Chorda von Knochenfischen und eine sehr dünne elastische und strukturlose Scheide (Elastica) unterscheidet auch Grassi, es ist ihm im hohen Grade wahrscheinlich, „dass die eigentliche Scheide der Chorda durch Abscheidung aus der epitheliomorphen Schicht entsteht (Grassi bezeichnet damit das Chordaepithel Gegenbaurs) und dass die elastische Scheide auf Kosten des sie umgebenden Bindegewebes wächst“ (22, pag. 458).

Gegen die Angaben aller erwähnten Autoren, dass die Scheide der Knochenfische eine Cuticularmembran sei, wendet sich in jüngster Zeit Lvoff; er kommt zum Resultat: „Dass die Chordascheide der Knochenfische weder für cuticular, noch für zellenlos gehalten werden kann. Sie besteht aus fibrillärem Bindegewebe mit Resten derjenigen Zellen, auf deren Kosten die Bildung der Fasern stattfindet“ (42, pag. 462; 41, pag. 309).

Die Elastica externa sei nicht strukturlos, sondern bestehe aus fest unter einander verbundenen Fasern, die in einer Richtung um die Chorda gehen; durch die Löcher der Elastica wandern Zellen in die Faserschicht der Scheide und bilden deren Fasern; da diese Zellen dem perichordalen Bindegewebe angehören, so schliesst Lvoff daraus, dass die ganze Chordascheide der Knochenfische vom Perichordalbindegewebe gebildet wird (42, pag. 464; 41, pag. 314). Ausserdem unterscheidet Lvoff noch eine dünne Cuticula des Chordaepithels und ist der Meinung, dass diese von Kölliker als Elastica interna aufgefasst worden ist. (42, pag. 461; 41, pag. 307.)

Von Knochenfischen habe ich Embryonen vom Hecht und von der Forelle untersucht; die letzteren habe ich zum Teil von Herrn Prof. J. v. Kennel erhalten; ich erlaube mir ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank abzustatten. Der andere Teil der Forellenembryonen, sowie die Hechtembryonen sind in den von von la Valette St. George (36) angegebenen Fischbruttrögen im Institut gezüchtet worden. Ich benutzte zur Untersuchung eine Reihe aufeinanderfolgender Stadien, anfangend von. Embryonen, die das Ei noch nicht verlassen hatten bis zu jungen Tieren, deren Dottersack eben geschwunden war, ausserdem noch vom Hecht bedeutend ältere Tiere, die äusserlich bereits vollkommen ausgewachsen erschienen. Wie bei Pristiurus ist auch bei Esox und Trutta die cuticulare Chordascheide bereits frühzeitig, wenn die Chordazellen noch protoplasmatisch sind, als eine feine Linie vorhanden, die allmählich dünner werdend am äussersten Schwanzende der Chorda sich verliert. Sie nimmt mit der weiteren Ausbildung der Embryonen stetig an Dicke zu und zwar in stärkerem Masse als es bei Pristiurus der Fall ist; an meinen Präparaten sehe ich dieselbe immer homogen ohne

irgend welche Spur von Zellen; selbst bei Hechtjungen von 22 mm Länge kann ich in der beträchtlich dicken Scheide keine Fibrillen und keine Zellen wahrnehmen[1]). Ich kann daher nur vollkommen die Ansicht der Forscher bestätigen, die die Chorda der Knochenfische von einer cuticularen Scheide umgeben sein lassen (Kölliker 31, 32, pag. 342; Gegenbaur 16, pag. 377; W. Müller 45, pag. 349; Götte 21, pag. 121). Es lässt sich, wie Götte erwähnt, „leicht verfolgen, wie sie aus einer dünnen durchsichtigen Cuticula der embryonalen Chorda allmählich bis zu ihrer späteren Mächtigkeit anwächst" (21, pag. 121). Lvoff behauptet, die Scheide der Teleostier bestehe aus fibrillärem Bindegewebe; seine Untersuchungen hatte er jedoch an Salmonen von 3—5 cm und an erwachsenen Hechten und Quappen angestellt (42, pag. 430); ich muss ihm daher denselben Vorwurf machen, den ihm bereits Hasse (25, pag. 16) gemacht hat, dass er nämlich zu alte Stadien untersucht hat. In der in russischer Sprache erschienenen ausführlicheren Arbeit erwähnt Lvoff freilich, dass er auch jüngere Stadien studiert hat (41, pag. 305), allein er bespricht dieselben weiter gar nicht. Mir scheint es, dass nur junge Stadien Aufschluss geben können über die Natur der Chordascheiden; ich habe Tiere der Grösse, wie sie Lvoff benutzte, nicht untersucht, doch ist aus den jungen Stadien ersichtlich, dass die Chordascheide der Teleostier sicherlich nicht aus Bindegewebe besteht und auch nicht von perichordalem Gewebe gebildet werden kann, da zu einer Zeit, wenn die Scheide schon vorhanden ist, sich unmittelbar um die Chorda keine mesenchymatösen Elemente finden.

Die Chordascheide der Knochenfische ist demnach ebenfalls ein Produkt der ursprünglichen protoplasmatischen Chordazellen und nimmt dann durch die Thä-

---

1) Die Embryonen sind in Chromsäure $^1/_6$ %, Chromessigsäure, Sublimat nach der Methode von Bizzozero und in Picrinschwefelsäure fixiert worden.

tigkeit der „Chordaepithelzellen" oder wie ich sie lieber nennen möchte, der Rindenzellen an Dicke zu.

Lvoff erwähnt noch eine „Cuticula des Chordaepithels" (42, pag. 461; 41, pag. 307), die er für die Elastica interna Köllikers hält; ich habe eine solche bei den von mir untersuchten Tieren nicht konstatieren können; nach Schneider ist die Elastica interna nur „die innere scharf begrenzte Fläche" der Scheide (54, pag. 46).

Nach aussen umzieht die cuticulare Chordascheide nach Angabe der meisten Autoren eine strukturlose Elastica externa; Kölliker (31, 32, pag. 342) und Gegenbaur (16, pag. 377) erwähnen sie, ohne auf ihre Herkunft einzugehen. W. Müller giebt an, „dass sie allgemein in genetische Beziehung zur Chorda gebracht worden ist" (45, pag. 351); seine Beobachtungen lassen ihn auf einen Einfluss des umgebenden Gewebes auf die Entwickelung der Elastica externa schliessen.

In meinen Präparaten sehe ich die Elastica zuerst bei Hechtembryonen von 13,0 mm Gesamtlänge; auf dem Querschnitt ist sie als eine feine, dunkel erscheinende Linie wahrnehmbar, die der cuticularen Scheide dicht anliegt; von Strecke zu Strecke liegen ihr in unregelmässigen Abständen Zellen an, deren Kern platt stäbchenförmig ist. Ein früheres Entwickelungsstadium vom Hecht zeigt die Chorda umgeben von der cuticularen Scheide; unmittelbar an der Scheide lagern nach aussen einzelne Zellen mit deutlichem rundlichem Kern; die Zellen selbst sind, wie die Betrachtung mit starken Systemen (Ölimmersion Leitz $\frac{1}{12}$) zeigt, spindelförmig. Hin und wieder lässt sich an den Zellen eine feine dunkle Faser wahrnehmen; ob diese Faser ein Fortsatz der Zelle ist, oder ob sie eine Abscheidung der Zelle darstellt, kann ich nicht angeben; es gelang mir nicht, einen sicheren Beweis für eine dieser Möglichkeiten zu finden. Aus dieser Beobachtung glaube ich schliessen zu dürfen, dass die Elastica externa ein Produkt von Zellen ist, die der

Chorda anliegen. Die Frage nach der Herkunft der Zellen kann ich hier nicht abhandeln, da sie mich zu weit führen würde.

Bei bedeutend älteren Tieren liegt der Elastica externa eine zusammenhängende Schicht breiter platter Zellen auf, die auf Querschnitten nicht deutlich zu erkennen sind, dagegen auf Flachschnitten längs der Oberfläche der Chorda klar hervortreten. Mir scheint es, dass diese Zellschicht die Göttesche „äussere Chordascheide“ (21, pag. 121) ist, denn die von ihm gegebene Figur stimmt vollkommen mit den Bildern in meinen Präparaten überein. Sie ist jedoch nicht, wie Götte meint, der Elastica externa identisch; zur Zeit wenn die letztere schon deutlich besteht, ist eine zusammenhängende Zellschicht um die Chorda nicht vorhanden.

3. Amphibien.

In Bezug auf die Scheiden dieser Wirbeltierklasse kann ich mich kurz fassen, da die einschlägige Litteratur in der neuesten Arbeit von Hasse (25) in Betracht gezogen ist, und da meine Befunde an Larven von Siredon vollkommen mit denen von Hasse an Tritonlarven gefundenen übereinstimmen.

Wie ich bereits in meiner Inauguraldissertation erwähnte, (53, pag. 31) ist die innere Scheide (Götte 19, pag. 353) oder die cuticulare Scheide (Gegenbaur 18, pag. 127) bereits vor der vollständigen Umwandlung der Zellen als feine dunkel erscheinende Linie vorhanden, die sich am äussersten Schwanzende in die periphere Protoplasmaschicht der Chordazellen verliert. Da um diese Zeit der Chorda keine besondere Zellschicht anliegt, so kann wohl kein Zweifel bestehen, dass diese Scheide ein Produkt der Chordazellen ist. Auch hier lässt sich mit dem zunehmenden Alter der Larven die allmähliche Dickenzunahme der Cuticula konstatieren; bis zu einer Grösse der Larven von 30 mm habe ich wenigstens im Schwanzteil keine fibrilläre

Struktur der Scheide und keine Zellen in ihr finden können. Ich kann mich daher mit Lvoffs Ansicht nicht einverstanden erklären, dass die cuticulare Scheide aus „typischem fibrillärem Bindegewebe" besteht (42, pag. 464; 41, pag. 313); aus der Untersuchung jüngerer Stadien geht hervor, dass sie ein Abscheidungsprodukt der Chordazellen ist.

Nach aussen von der cuticularen Scheide lässt sich bei älteren Larven noch eine feinere Hülle nachweisen; der Ursprung derselben ist von Hasse für Triton klar erwiesen worden (25, pag. 10). Ich kann die Befunde Hasses auch für den Axolotl bestätigen: die ersten Anfänge der Elastica externa oder Cuticula sceleti (Hasse) finde ich bei Siredonlarven von 14,0 mm Länge als eine Bildung von Zellen, die der Chorda anliegen; Hasse bezeichnet sie als „innere Zellschicht des skeletogenen Gewebes" (25, pag. 10). Auf die nähere Beschreibung gehe ich nicht weiter ein, da sie bereits von Hasse gegeben ist.

Bei den amnioten Wirbeltieren wird, wie es auch von den Autoren angegeben wird, die Chorda nur durch die cuticulare Scheide gebildet. Wie bei den übrigen Wirbeltierklassen ist sie auch bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren ein Produkt der Chordazellen.

II. Das Schwanzende der Chorda dorsalis.

1. Pristiurus.

Indem in den ursprünglich protoplasmatischen Chordazellen hyaline tropfenartige Gebilde auftreten, die sich allmählich stark vergrössern, werden jene in die bekannten grossen unregelmässig eckigen hyalinen Zellen umgewandelt.

Die Umwandlung schreitet bekanntlich vom vorderen Körperende zum hinteren vor. In einem Stadium, welches dem von Balfour mit K bezeichneten (1, pag. 561; Plate XXV) entspricht, bei einem Pristiurusembryo von 10,0 mm Gesamtlänge, ist schon beinahe die ganze Chorda aus hyalinen Zellen zusammengesetzt; nur in dem Schwanzteil ist die Ausbildung der Chorda noch nicht so weit fortgeschritten; je näher zum Schwanzende, desto mehr ist die Umwandlung noch in den Anfängen, und die äusserste Spitze der Chorda ist aus vollkommen protoplasmatischen Zellen zusammengesetzt.

Am äussersten Schwanzende ist, wie es auch Balfour beschreibt (2, pag. 677), in dieser Embryonalperiode noch die Schwanzblase des postanalen Darmes vorhanden, welche vermittelst des Canalis neurentericus in offener Kommunikation mit dem Kanal des Medullarrohrs steht; hinter dem Canalis neurentericus sieht man auf einem sagittalen Längsschnitt noch die Schwanzknospe, in welche die obere (dorsale) Wand des Medullarrohrs und die untere (ventrale) Wand der Schwanzblase direkt übergehen. Die Chorda dorsalis läuft mit ihrem Ende in eine vor dem Canalis neurentericus gelegene Zellanhäufung aus, deren am weitesten kaudalwärts gelegene Elemente eine regelmässigere Anordnung zeigen und die vordere Wand des Canalis neurentericus darstellen; gleichzeitig sind sie auch die direkte Fortsetzung der untern Wand des Medullarrohrs und der oberen der Schwanzblase. Die Zellanhäufung vor dem neurenterischen Kanal besteht aus dicht bei einander gelagerten Zellen mit grossem runden Kern, und stellt ein noch nicht differenziertes Zellenmaterial dar, in welchem Rückenmark, Chorda und Schwanzdarm zusammenstossen. Dieselben Verhältnisse sind noch in jüngster Zeit von H. E. Ziegler und F. Ziegler an Torpedoembryonen beschrieben worden (57, pag. 96).

Es ist somit das Schwanzende der Chorda in diesem Stadium noch weit in der Entwickelung zurück vor

dem nur eine kurze Strecke weiter kranialwärts gelegenen Abschnitt der Chorda, welcher bereits aus hyalinen Zellen zusammengesetzt ist. —

In einem weiteren Stadium, welches einem Zwischenstadium zwischen den von Balfour mit L und M bezeichneten (1, pag. 562, Plate XXV) entspricht und dessen Länge 16 mm betrug, haben sich die Verhältnisse im Schwanze wesentlich geändert. Die Schwanzblase des Darmes ist geschwunden, desgleichen der Canalis neurentericus. Das äusserste Schwanzende wird von einer kompakten indifferenten Zellmasse eingenommen, welche von der Epidermis überzogen wird und in direktem Zusammenhang mit dem interstitiellen Gewebe steht.

Das Rückenmark endet jetzt mit einem mächtigen Ventriculus terminalis (Krause 34, pag. 222; 35, pag. 134)[1]), dessen dorsale Wand vollkommen aus platten Zellen gebildet wird, während die ventrale einen allmählichen Übergang von cylindrischen in kubische und schliesslich in platte Zellen aufweist. Der Schwanzdarm ist an seinem Ende eine kurze Strecke noch als Rohr zu erkennen, während ein kurzer vorderer Abschnitt einen soliden Zellstrang darstellt. Unter der Chorda zieht sich der subchordale Strang hin. —

Die Chorda hat beinahe in ihrem ganzen Verlauf ihren definitiven Charakter angenommen, nur das äusserste stark verschmächtigte Schwanzende weist einen unfertigen Zustand auf: die hyalinen Tropfen in den Zellen sind klein und befinden sich an der Peripherie der Chorda, während im Centrum noch Protoplasmareste der Zellen zu erkennen sind; auch zwischen den hyalinen Stellen durchziehen noch breite kernhaltige Protoplasmazüge die Chorda.

[1]) Der Ventriculus terminalis ist beim Amphioxus von Quatrefages entdeckt worden (47, pag. 223); für Acanthiasembryonen ist von Kowalewsky eine dünnwandige Blase am Ende des Medullarrohres beschrieben worden (33, pag. 195). Saint Remy nennt diese Erweiterung des embryonalen Rückenmarkskanales Sinus terminalis (51, pag. 61).

Das äusserste Ende der Wirbelsaite lässt sich nicht abgrenzen, es läuft unmittelbar in jene Zellmasse aus, welche die Schwanzspitze einnimmt. Soweit die Chorda durch die Anordnung der Zellen kenntlich ist, erscheint sie von der cuticularen Scheide umhüllt.

Das Ende des Ventriculus terminalis erstreckt sich eine kurze Strecke weiter kaudalwärts, als die differenzierte Chorda.

Das nächste untersuchte Stadium hatte eine Gesamtlänge von 18 mm und besass äussere Kiemen; es würde dem Stadium O nach Balfour (1, pag. 564, Plate XXV) entsprechen; das Schwanzende dieses Embryo ist in Fig. 1 abgebildet; die Schnittrichtung ist nicht vollkommen sagittal, sondern um ein geringes schräg gewesen, so dass das Rückenmark nicht auf allen Schnitten mit der Chorda zusammengetroffen ist.

Die Wirbelsaite lässt sich jetzt bis an ihr äusserstes Ende vollkommen scharf abgrenzen; ihr Ende ist im Vergleich zu den mehr kranialwärts gelegenen Partien stark verjüngt; die Verjüngung ist eine ziemlich plötzliche, denn bis zu dem Zellhaufen, der in der Figur mit *Rm* bezeichnet ist, verharrt die Chorda auf einer annähernd gleichen Dicke, worauf sie plötzlich bedeutend dünner wird. — Das verjüngte Ende ist noch auf einem früheren Entwickelungszustand, denn die Zellen sind noch nicht vollkommen hyalin, sondern weisen noch verhältnismässig breite Protoplasmaräume auf, auch kommen noch vollkommen protoplasmatische Zellen vor, während der dicht nebenan weiter kranialwärts gelegene Abschnitt bereits vollkommen hyalin ist.

Eine weitere auffallende Erscheinung bilden die Krümmungen des Chordaendes, die in verschiedenen Richtungen stattfinden, da die mit *ph* bezeichnete Stelle in der Figur, wie die vorhergehenden und nachfolgenden Schnitte der Serie darthun, einen mehr peripheren Teil der Chorda darstellt.

Die Durchmusterung der benachbarten Schnitte der Serie ergiebt, dass das Rückenmark, unter einer geringen ventralen

Krümmung seines äussersten Endes, mit einem Ventriculus terminalis schliesst Derselbe wird an seinem ventral gerichteten Ende von der S-förmig gebogenen verschmälerten Chorda umfasst, worauf dieselbe sich noch eine Strecke weiter kandalwärts erstreckt; diese Verhältnisse lassen sich auch aus der Fig. 1 ersehen: die mit *Rm* bezeichnete Zellansammlung ist die Wand des Ventriculus terminalis, stellt somit das Ende des Rückenmarks dar, die Chorda verläuft jedoch unter einer nochmaligen Krümmung noch weiter in die Schwanzspitze hinein. —

Zu erwähnen ist noch, dass bei diesem Embryo im vorderen Abschnitt des Schwanzes bereits Bogenanlagen vorhanden waren.

Ein weiteres Präparat gehört einem Embryo von 22 mm Gesamtlänge an, bei welchem die Bogenanlagen bereits den Übergang in Knorpel zeigten und sich weit in die Schwanzregion hinein erstreckten; dabei verloren sie allmählich den knorpeligen Charakter. Das Rückenmark endete auch hier mit einem Ventriculus terminalis, der jedoch bei weitem kleiner war, als im vorher beschriebenen Stadium und nur eine ganz geringe ventral gerichtete Krümmung seines Endes aufwies.

Das Chordaende war in seiner letzten Strecke stark verschmächtigt und mit seiner Spitze dorsalwärts um das Rückenmark gekrümmt, um sich dann noch eine kurze Strecke weiter in die Schwanzspitze zu erstrecken. Die Krümmungen waren hier nicht so stark wie im vorigen Präparat; deutlich trat nur die Krümmung um das Rückenmarksende hervor; — das das Rückenmark überragende Stück war kürzer, als bei dem vorherbeschriebenen jüngeren Embryo. Das verschmächtigte Ende der Wirbelsaite liess auch hier einen früheren Entwickelungszustand, als die weiter kranialwärts gelegenen Abschnitte erkennen; eine skeletogene Schicht war um dieses Ende nicht vorhanden, sondern nur das überall zwischen den Organen vorhandene interstitielle Gewebe. Aus diesen Befunden geht hervor, dass das

äusserste Schwanzende der Chorda selbst bei älteren Embryonen von Pristiurus den wenig weiter kranialwärts gelegenen Abschnitten der Wirbelsaite gegenüber stets in der Entwickelung weit nachsteht, es behält längere Zeit hindurch einen früheren embryonalen Zustand; in der ersten Zeit erstreckt sich das Rückenmark weiter gegen das Schwanzende, als die differenzierte Chorda; nachdem jedoch die Chorda sich bis an ihr äusserstes Ende herausdifferenziert hat, überragt sie um ein beträchtliches Stück das Rückenmark; im älteren Stadium ist der Abschnitt der Chorda jenseits des Rückenmarkes kürzer als bei jüngeren Embryonen. Leider hatte ich keine älteren Pristiurusembryonen zur Verfügung; sagittale Längsschnitte durch ältere Haiembryonen, deren Spezies leider nicht bestimmt war, zeigten mir, dass zu einer Zeit, wenn die Wirbelkörper bereits vollkommen knorpelig sind, der auch hier vorhandene Ventriculus terminalis mit einem kurzen Stück das Ende der Chorda überragte und dass die Wirbel bis zum äussersten Ende der Chorda reichten d. h. also, dass in späterer Zeit ein freies Chordaende bei den Selachiern nicht vorhanden ist. Es muss daher entweder eine positive Reduktion der Chorda oder ein vermindertes Wachstum derselben stattfinden, da doch die Chorda in früherer Embryonalzeit entschieden länger ist; ich glaube annehmen zu dürfen, dass hier keine Resorption stattfindet, wie sie Braun bei Vögeln beschrieben hat (48, pag. 320), sondern dass hier ein Zurückbleiben der Chorda im Längenwachstum oder ein verstärktes Wachstum des Medullarrohrs resp. beides vor sich geht, da ich bei dem ältesten untersuchten Pristiurusembryo bereits ein Kürzerwerden des Chordaendes jenseits des Rückenmarksendes konstatieren konnte, ohne dass Resorptionserscheinungen sichtbar waren. — Ich glaube daher den Satz aussprechen zu dürfen: dass bei den Selachiern die Chorda länger angelegt wird, als das spätere Achsenskelet — die Wirbelsäule. —

2. Knochenfische.

In den frühen Embryonalperioden ist bei den Knochenfischen am hinteren Ende der Embryonalanlage eine rundliche knopfförmige Anschwellung zuerst von Oellacher beschrieben und „Schwanzknospe" benannt worden (46, pag. 21), in welcher die Chorda dorsalis noch nicht differenziert ist: „wir sehen hier, dass sie (die Chorda) sich ebenso nach rückwärts immer weiter aus der Masse des mittleren Keimblattes herausschält, in der sie, in der Schwanzknospe, gleichsam wurzelt" (46, pag. 68). C. K. Hoffmann beobachtete weiter, dass auch beim ferneren Längenwachstum, nicht allein während der Dotterumwachsung ein solcher Endhügel, in dem keine Differenzierung stattgefunden hat, bestehen bleibt. „Es scheint nun," schreibt Hoffmann, „dass an diesem Endhügel die indifferenten Zellen sich nicht erst in Keimblätter sondern und aus so gesonderten Keimblättern die verschiedenen Organanlagen hervorgehen lassen, sondern dass der Prozess der Keimblätterbildung hier übersprungen wird und dass die im vorderen Teil des Embryo aus deutlich differenzierten Keimblättern angelegten Organe bei ihrem weiteren Wachstum am hinteren Embryonalende unmittelbar aus den indifferenten Zellen der Endknospe sich herausbilden" (27, pag. 31).

Schwarz erwähnt, dass beim Lachs auch in einem Stadium, wenn ein kleiner, frei hervorstehender Schwanz existiert, am Schwanzende noch die indifferente Zellmasse sich befindet, in welche von vorn her Medullarrohr, Chorda und Schwanzdarm eintreten (55, pag. 196).

Meine Beobachtungen an Knochenfischembryonen (Hecht) beginnen mit einem Stadium, in welchem die Ausbildung der äusseren Form fast vollständig ist und der Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen ist. Die im Schwanzende vorliegenden Verhältnisse bei einem Hechtembryo von 6,5 mm Gesamtlänge giebt

die Fig. 2 auf einem Medianschnitt wieder: Das Medullarrohr, die Chorda und der von Oellacher als Aortastrang (46, pag. 78) gedeutete Zellstrang gehen am äussersten Schwanzende in eine Anhäufung indifferenter Zellen mit grossen runden Kernen direkt über; die Chorda ist in der auf der Figur wiedergegebenen Strecke zum Teil erst in den Anfängen der Umwandlung, zum Teil besteht sie noch aus protoplasmatischen Zellen in der charakteristischen Anordnung. In den weiter kranialwärts gelegenen Abschnitten wird die Chorda bereits aus vollkommen hyalinen Zellen gebildet; die cuticulare Scheide (*cs*) ist als feine Linie auch in dem protoplasmatischen Abschnitte wahrnehmbar. — Es liegen also hier dieselben Verhältnisse vor, wie in der Schwanzknospe Oellachers, wenngleich hier bereits ein deutlicher Schwanz vorhanden war, und der Zellhaufen nicht mehr in Verbindung mit der Epidermis ist. Der indifferente Zellhaufen am äussersten Schwanzende, in dem Medullarrohr, Chorda und der ventrale Zellstrang sich vereinigen, erhält sich beim Hecht auch noch eine kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen des Tieres aus dem Ei: er wird jedoch allmählich kleiner, während die Organe sich immer weiter gegen die Schwanzspitze abgrenzen lassen; um diese Zeit beginnt bereits die Anlage der Wirbelsäule, indem um die Chorda sich die Zellen des umgebenden Gewebes dichter aneinanderlagern. Das Endstück der differenzierten Chorda vor dem indifferenten Zellhaufen ist während dieser Zeit stets aus protoplasmatischen Zellen zusammengesetzt, oder lässt erst die ersten Anfänge der Umwandlung ihrer Zellen erkennen. Einige Tage nach dem Ausschlüpfen lassen sich bei einem Embryo von 9,5 mm Gesamtlänge die Anlagen der Bogen im Schwanze konstatieren; jetzt sind auch die drei median gelegenen Organe bis an ihr äusserstes Schwanzende vollkommen gesondert.

Das Chordaende ist auch in diesem Stadium aus protoplasmatischen Zellen zusammengesetzt: die Anordnung der Zellen im protoplasmatischen Teil ist aber anders, als es sonst

für die protoplasmatischen Chordazellen charakteristisch ist: in den früheren Zeitperioden haben die Chordazellen vor ihrer Umwandlung eine keilförmige Gestalt, wobei sie auf einem sagittalen Längsschnitte in einer Doppelreihe pallisadenförmig angeordnet erscheinen; mit der Basis sind sie gegen die Peripherie gerichtet, mit der Spitze überragen sie die Mittellinie und drängen sich mit ihr zwischen je zwei Zellspitzen der gegenüberliegenden Reihe: es resultiert aus dieser Anordnung für den sagittalen Längsschnitt ein ganz charakteristisches Aussehen der Chorda bei Knochenfischen, das bereits mehrere Forscher hervorgehoben haben (Lereboullet 37, pag. 258; List 39, pag. 630; Henneguy 32). Das spätere protoplasmatische Chordaende wird jedoch aus runden Zellen zusammengesetzt, die dicht beieinander gelagert sind, so dass die Zellgrenzen nicht deutlich wahrnehmbar sind; ihre Zugehörigkeit zur Chorda beweisen die Zellen dieses Endstückes noch dadurch, dass sie die cuticulare Scheide bilden; es ist das protoplasmatische Ende der Chorda in verschieden weiter Ausdehnung von der cuticularen Scheide umhüllt.

Einen sagittalen Längsschnitt durch das hintere Schwanzende eines älteren Hechtjungen mit dem protoplasmatischen Chordaende zeigt Fig. 3. Ich nenne dieses protoplasmatische Chordaende — Chordastab. —

In den Zellen des Chordastabes sind, gewöhnlich in den mehr kranialwärts gelegenen Abschnitten, in den meisten Präparaten helle scharfumgrenzte Stellen zu sehen (Fig. 3 *h*); es sind das dieselben hyalinen Tropfen, die auch in den gewöhnlichen Chordazellen auftreten und von den Autoren Vakuolen genannt werden.

Das Vorhandensein eines Chordastabes lässt sich beim Hecht bis zu einer Länge desselben von 20 mm leicht erkennen; es nimmt jedoch mit zunehmendem Alter der Tiere an Ausdehnung stetig ab. Die ältesten von mir untersuchten Tiere waren vollkommen ausgebildet, im Schwanze waren bei ihnen mächtige

knorpelige Bogen und Flossenträger vorhanden, und dennoch war ein kurzer Chordastab zu erkennen. —

Im allgemeinen dieselben Verhältnisse liegen auch bei der Forelle vor, nur ist bei dieser der Chordastab in den früheren Perioden der Entwickelung bedeutend länger als bei Esox. Die topographischen Verhältnisse sind aus Fig. 4 zu ersehen. Das Medullarrohr (*Rm*) endet mit einem Ventriculus terminalis. In dem vorderen Abschnitt ist die Chorda mit den gewöhnlichen hyalinen Chordazellen sichtbar (*ch*); allmählich geht sie in den Chordastab über (*Chst*). Um den vordersten Teil des in der Figur gezeichneten Chordaendes ist das dichte Zellgewebe der skeletogenen Schicht (*Scs*) zu erkennen, welches jedoch ziemlich plötzlich aufhört, so dass das letzte Ende der Chorda und des Medullarrohrs nur vom lockeren interstitiellen Gewebe umgeben ist. Das Ende des Chordastabes reicht über das Medullarrohr hinüber; Chorda und Medullarrohr sind leicht bogenförmig gekrümmt, so dass ihre Enden ventralwärts gerichtet sind.

Der Chordastab einer etwas älteren Forelle ist bei stärkerer Vergrösserung in Fig. 5 abgebildet. Schon aus Fig. 4 ist ersichtlich, dass die protoplasmatischen Rindenzellen der Chorda (Chordaepithel Gegenbaurs)[1]) in dem dem Chordastab benachbarten Teil der hyalinen Chorda allmählich höher werden; sie ragen weiter gegen die Mitte der Chorda hinein und gleichzeitig werden die hyalinen Massen kleiner, indem in den Zellen reichlichere Protoplasmareste vorhanden sind. In der Fig. 5 sind

[1]) Zwischen den protoplasmatischen Rindenzellen der Chorda vom Hecht und von der Forelle ist ein auffälliger Unterschied vorhanden. Bei dem ersteren sind sie selbst bei ganz jungen Tieren ganz platte Zellen, mit Kernen, die auf dem Schnitt schmal, stäbchenförmig erscheinen; bei der Forelle jedoch sind sie lange Zeit hindurch als kubische oder Cylinderzellen leicht zu erkennen, wobei sie dicht bei einander angeordnet sind und eine epithelhaltige Schicht darstellen; erst in späterer Zeit, wenn die Bogenanlagen in's knorpelige Stadium übergehen, nehmen die Rindenzellen auch bei der Forelle eine mehr platte Form an.

nur die letzten unvollständig hyalinen Zellen gezeichnet (*hz*). Die höher werdenden Rindenzellen gehen schliesslich kontinuierlich in die Zellen des Chordastabes über; die letzteren sind dermassen dicht angeordnet, dass die Zellgrenzen schwer wahrzunehmen sind, eine Intercellularsubstanz ist nicht vorhanden, wenigstens lässt sich nichts zu Gunsten ihrer Anwesenheit anführen; in den kranialwärts gerichteten Teilen des Chordastabes fallen zwischen den deutlich hervortretenden Kernen helle, tropfenartige, scharf umgrenzte Gebilde auf (Fig. 5 *h*). Es sind dieses dieselben hyalinen Massen, die auch in den vorderen Abschnitten der Chorda jedoch in bedeutend früherer Zeit auftraten und zur Umwandlung der protoplasmatischen Chordazellen in die hyalinen führten. Aus ihrer Anwesenheit kann geschlossen werden, dass eine fortwährende Umwandlung der Zellen des Chordastabes in hyaline Chordazellen stattfindet; eine Bestätigung dafür geben die Präparate von älteren Tieren; bei diesen nimmt der Chordastab stetig an Grösse ab; Fig. 6 giebt ein Bild vom Chordastab einer Forelle von 20 mm Gesamtlänge, d. h. eines vollkommen ausgebildeten Tieres. Der Chordastab stellt hier eine kleine der hyalinen Chorda aufsitzende Kappe dar (*Chst*), die mit ihren Enden in die Reihen der Rindenzellen (*Rz*) ausläuft. Als ein Teil der Chorda sondert auch der Chordastab an seiner Peripherie die cuticulare Hülle (*cs*) ab, die in den verschiedenen Präparaten sich verschieden weit gegen das Ende des Stabes hin erstreckt. Kölliker hat nachgewiesen, dass beim Lachs und beim Hecht im ausgewachsenen Zustande die Chorda dorsalis sich über das Ende der Wirbelsäule hinaus erstreckt; beim Hecht läuft die Chorda ganz verdünnt noch 1—$1^1/_2$''' frei in die Schwanzflosse aus und ist hier nur von Deckknochen belegt (29, pag. 17); ebenso ist beim Lachs der „Schwanzfaden" der Chorda von Deckknochen, von den letzten unteren Bogen und von Flossenstrahlen bedeckt, um ihn finden sich jedoch keine Wirbel; das äusserste Ende des Schwanzfadens vom Lachs

wird aber von drei Knorpelstreifen umfasst, die anfänglich getrennt schliesslich zusammenfliessen „und die Chorda ganz zwischen sich fassen, so jedoch, dass das eigentliche Ende des Schwanzfadens in der Länge von $^{1}/_{2}$—$^{3}/_{4}$''' nur von Knorpel gebildet wird" (29, pag. 12).

Die Untersuchung jüngerer Tiere ergiebt nun, dass zu keiner Entwickelungsperiode das Schwanzende der Wirbelsäulenanlage mit dem Schwanzende der Chorda zusammenfällt, es ist stets ein freies Chordaende vorhanden, um welches sich keine skeletogene Schicht, wie in den vorderen Abschnitten, vorfindet. Es wird somit von vornherein die Wirbelsäule kürzer angelegt, als das ursprüngliche Achsenskelet, die Chorda dorsalis. Dieses Verhalten ist bereits für den Lachs in den Abbildungen, die Lotz seiner Arbeit beigegeben, illustriert (40, Taf. XI, Fig. 19, 20; Taf. XII, Fig. 21). Dieses freie Endstück ist jedoch zu keiner Zeit gleichbedeutend mit dem Chordastab, dieser ist nur das letzte Ende des chordalen Endfadens.

Leider kann ich nichts über die Entstehung des Knorpelstückes am Ende des Schwanzfadens berichten (es ist nach Lotz auch bei der Forelle vorhanden; 40, Taf. X, Fig. 1), da auch bei den ältesten von mir untersuchten Tieren von der Anlage desselben nichts zu erkennen war; es wäre möglich, dass der centrale Teil desselben auf Rechnung der Chorda zu setzen ist.

3. Amphibien.

Die Verhältnisse am Schwanzende der Chorda bei Siredon habe ich bereits in meiner Dissertation (53) besprochen; der Vollständigkeit wegen will ich hier kurz meine Befunde wiedergeben.

Bei Larven von 6,5—8,0 mm Gesamtlänge, die noch nicht ausgeschlüpft waren, war die Differenzierung der Chorda noch

nicht bis an ihr äusserstes Schwanzende erfolgt; die Chorda geht bei diesen jungen Larven in der Schwanzspitze in ein Lager indifferenter Zellen über; im weiteren Verlauf der Entwickelung sondert sich allmählich das Schwanzende der Chorda heraus, verharrt aber stets auf einem früheren Entwickelungsstadium als die vorderen Abschnitte. Dieses Verhalten giebt sich durch das Vorhandensein von breiteren Protoplasmazügen mit eingeschlossenen Kernen zwischen den hyalinen Massen und einiger noch durchweg protoplasmatischen Zellen am äussersten Ende, die auch Fraisse erwähnt (14, pag. 93), kund; diese protoplasmatischen Zellen gehen allmählich in hyaline über; bei Larven jedoch, die eine Länge von 15 mm erreicht haben, beginnt eine Ansammlung dieser protoplasmatischen Zellen, d. h. die Umwandlung der Zellen hält nicht mehr Schritt mit der Vermehrung der Zellen; damit ist auch die Bildung eines mit zunehmendem Alter immer grösser werdenden protoplasmatischen Endteils der Chorda gegeben. Dieses Endstück ist jenes Gebilde, welches Flesch Endstab (11, pag. XXX), Fraisse Knorpelstab (13, pag. 363), Barfurth Chordastab (5, pag. 105) nennen. — Ich behalte den letzteren Namen bei, da nach meinen Untersuchungen der Chordastab das nicht umgewandelte Endstück der Chorda ist; Flesch dagegen lässt nach Untersuchungen an Axolotllarven den „Endstab" aus Elementen hervorgehen, die selbständig sind und mit der Chorda in keinem Zusammenhange stehen (11, pag. XXXII). Auch Fraisse ist der Ansicht, dass dieses Gebilde nicht mit der Chorda zusammenhänge, „denn es sitzt dem letzten Chordarest, der mit spitz zulaufender Chorda-Scheide endigt, kappenartig auf" (13, pag. 364).

Bei den Axolotllarven, die ich bis zu einer Länge von 30 mm untersuchte, habe ich jedoch niemals die innere oder kutikulare Scheide als Grenze zwischen Chorda und Chordastab finden können; ich sehe im Gegenteil, dass die cuticulare Chordascheide sich auch auf den Anfangsteil des letzteren erstreckt,

verschieden weit in den einzelnen Präparaten (Fig. 7 *cs*). Dieses Verhalten ist erklärlich, da die Zellen des Chordastabes protoplasmatisch gebliebene Chordazellen sind und ebenso eine Cuticula absondern, wie die noch protoplasmatischen Zellen der Chorda in früherer Embryonalperiode.

Noch ein anderes Verhalten der Zellen des Chordastabes beweist ihre Zugehörigkeit zur Chorda; es treten in ihnen (hauptsächlich im Anfangsteil des Chordastabes) dieselben hyalinen Tropfen auf, wie in den anderen protoplasmatischen Zellen zum Beginn ihrer Umwandlung; es findet somit in diesen Zellen eine nachträgliche langsam verlaufende Umwandlung in hyaline Zellen statt, wodurch bisweilen bewirkt wird, dass der Stab der hyalinen Chorda kappenförmig aufsitzt. — Eine Zelle am Anfangsteil des Chordastabes mit einem hyalinen Tropfen zeichnet auch Barfurth bei Triton taeniatus (6, Taf. XXIII, Fig. 23[a]).

Nachträglich habe ich Gelegenheit gehabt, noch einige Larven von Triton taeniatus zu untersuchen, bei denen der Chordastab sich eben anzulegen begann: ich kann auch für diesen Molch nur dasselbe angeben, was ich für Siredon fand und was auch Barfurth für Triton behauptet (6, pag. 435): der Chordastab wird von protoplasmatisch bleibenden Chordazellen gebildet, ist somit nichts anderes als Chorda. —

In der ersten Zeit wird der Chordastab aus dicht bei einander gelagerten Zellen zusammengesetzt, wobei die Zellgrenzen nicht deutlich hervortreten; erreicht er jedoch eine gewisse Grösse, so sind deutliche Zellgrenzen wahrnehmbar; zugleich tritt zwischen den Zellen eine homogene Intercellularsubstanz auf; um die Zellen herum machen sich helle Höfe bemerkbar, die sich scharf gegen die Intercellularsubstanz abgrenzen, ähnlich den Knorpelkapseln; es erhält dadurch der Chordastab ein knorpelähnliches Aussehen; in dem Endteil des Stabes, wo die Zellen noch dichter aneinandergelagert sind, erscheinen jetzt auch analoge Gebilde wie die dunklen prochondralen Elemente von Strasser (56,

pag. 254), die auch Fraisse (14, pag. 92) und Barfurth (6, pag. 444) gesehen haben.

Der Übergang vom Chordagewebe in Knorpel ist eine Erscheinung, die bereits vor langer Zeit von Kölliker angegeben worden ist; bei Polypterus und Lepidosteus geht nach ihm die Gallertsubstanz der Chorda in echten Knorpel über (29, pag. 22); seit den Untersuchungen von Gegenbaur wissen wir auch, dass bei den urodelen Amphibien, einigen Reptilien und Vögeln aus der Chorda und zwar wie Gegenbaur angiebt aus den „peripherischen Chordazellen" Knorpelzellen entstehen (15). Diese peripherischen Chordazellen oder „Chordaepithelzellen" entsprechen jedoch den Zellen des Chordastabes, denn es sind von der Umwandlung nicht betroffene protoplasmatisch bleibende Chordazellen.

Nach dem Auftreten der Intercellularsubstanz findet im Chordastab eine Gliederung im Wirbel statt, durch eine Anordnung der Zellen, die bereits H. Müller schildert (43, pag. 4): Die Bildung der den Knorpelkapseln ähnlichen Gebilde findet nämlich nicht überall im Chordastab statt; es bleiben zwischen Stellen, in denen die Zellen in Kapseln liegen, kurze Strecken ohne diese Gebilde; hier nun ordnen sich die schmalen mit ihrer Längsachse senkrecht zur Längsachse des Chordastabes gerichtete Zellen so an, dass sie mit einer Reihe in einer Bogenlinie „den kranialwärts gelegenen, mit einer anderen den kaudalwärts gerichteten Abschnitt des Chordastabes umfassen, während eine mittlere Reihe die ursprüngliche gerade Richtung beibehält; die derartig umfassten Strecken erlangen dadurch auf dem Längsschnitt die Form eines abgeplatteten Kreises und entsprechen den Wirbelkörpern" (Fig. 8). Auf diese Weise gliedern sich im Chordastab noch mehrere Wirbel ab und zwar früher, als im Schwanzteil die Bildung der echten Wirbel erfolgt; die Gliederung geht jedoch nie bis ans Ende des Chordastabes, dieses ist selbst in späterer Zeit ein einfacher Zellstrang. —

Ich möchte noch hervorheben, dass die Gliederung durch die Form und Anordnung der Zellen des Chordastabes ohne Beteiligung von Zellen der skeletogenen Schicht vor sich geht, denn diese ist nach meinen Präparaten um die Zeit, wenn die Gliederung eintritt, im Bereiche des Chordaendes gar nicht vorhanden; es fehlte jeder Anhaltspunkt für die Annahme einer Einwanderung von Zellen in den Chordastab.

Erwähnt mag noch werden, dass aus dem der hyalinen Chorda zunächst gelegenen Abschnitt des Chordastabes nur die hintere Hälfte des Analogons eines Wirbels entsteht; ob dieser Zustand bestehen bleibt, oder ob die andere Hälfte aus der hyalinen Chorda nachgebildet wird, kann ich nicht angeben, da ich ältere Tiere nicht untersucht habe. —

Die Gliederung des Chordastabes scheint auch in keiner Beziehung zum Muskelsystem zu stehen, da beim Auftreten der Gliederung sich eine Interferenz von Muskelsegmenten und den Gliedern des Chordastabes nicht nachweisen liess: die Muskeln stiessen noch vollkommen aneinander. — Wahrscheinlich erfolgt die Gliederung als eine funktionelle Anpassung, bedingt durch verstärkten Gebrauch des hinteren Schwanzendes. —

Um auch die Verhältnisse im Schwanzende der anuren Amphibien kennen zu lernen, untersuchte ich junge Larven von Rana fusca; an diesen liess sich eine vollständige Übereinstimmung mit dem bei den urodelen aus gleicher Entwickelungsperiode gefundenen konstatieren: in den früheren Stadien, bevor die Larve ausgeschlüpft ist und selbst einige Zeit nach dem Ausschlüpfen kann das äusserste Ende der Chorda nicht abgegrenzt werden, es verliert sich in eine Anhäufung embryonaler Zellen, die die Schwanzspitze ausfüllt und von der Haut bedeckt ist; ist einmal das Ende der Chorda differenziert, so verharrt es auf einer früheren Entwickelungsstufe: es wird von nur teilweise umgewandelten und vollkommen protoplasmatischen Zellen gebildet: dieses Verhalten ist bereits vor langer Zeit von A. Kölliker

erkannt und in der ersten Auflage seiner mikroskopischen Anatomie beschrieben worden: „so lange die Kaulquappen wachsen, setzen sich am Ende der Chorda aus einem hier aufgespeicherten Material von kleinen Bildungszellen fortwährend neue Zellen an, die successive dieselben Veränderungen durchmachen, wie die ersten Chordazellen" (28, pag. 348).

Dieses protoplasmatische Chordaende lässt sich bis zu der Zeit nachweisen, wenn die hinteren Extremitäten ausgebildet sind: ältere Larven habe ich in die Untersuchung nicht mit einbezogen, weil sich bei diesen am Schwanzende andere Verhältnisse geltend machen, denn nach Barfurth's Beobachtung beginnt gleichzeitig mit dem Hervorbrechen der vorderen Extremität auch die Reduktion des Schwanzes (4, pag. 36).

4. Reptilien.

Über das Schwanzende der Wirbelsäule von Reptilien sind in der Litteratur, wie auch Fraisse erwähnt (14, pag. 89), so gut wie gar keine Angaben vorhanden.

H. Müller fand an einem Exemplar einer normalen Eidechse als letztes Ende der Wirbelsäule keinen Knorpel, „sondern ein kleines Knötchen aus unvollkommener Knochensubstanz ohne Bogen (43, pag. 19). Ganz kurz erwähnt Fraisse, dass das letzte Schwanzende der Wirbelsäule bei Lacerta aus einem „der Chorda oder Chordascheide durchaus nicht angehörenden Knorpelstab besteht, der hier sehr klein aber nachweisbar" ist (12, pag. 12). Auf einen Zweifel, den Braun erhob, dass hier nämlich vielleicht eine Verwechselung mit dem hintersten auf embryonalem Typus stehen bleibenden Chordaende vorliege (7, pag. 175), erwidert Fraisse, dass er wenigstens für Lacertiden seine Meinung aufrecht erhalten muss, „denn es findet sich namentlich bei Lacerta muralis ein deutlich nachweisbares knorpeliges Ende der Wirbelsäule" (14, pag. 89).

Ich untersuchte Embryonen von Lacerta vivipara, die fast zum Ausschlüpfen reif und äusserlich vollkommen ausgebildet waren.

Die jüngsten Embryonen zeigten im Schwanze die knorpelige Wirbelsäule mit den Einschnürungen der Chorda im intervertebralen Abschnitt und den oberen und unteren knorpeligen Bogen, Verhältnisse, die seit den Untersuchungen Gegenbaurs (115) allgemein bekannt sind. Näher zum Schwanzende nimmt das Knorpellager um die Chorda allmählich an Mächtigkeit ab, die intervertebralen Einschnürungen der Chorda werden geringer; schliesslich ist nur eine einschichtige Lage um die Chorda zu erkennen und auch diese verschwindet in der Nähe des Chordaendes; hier lässt sich weiter keine besondere Schicht um die Chorda wahrnehmen; die ganze Schwanzspitze wird von einem zellreichen embryonalen Bindegewebe eingenommen. Die Chorda verschmächtigt sich unter allmählicher Dickenabnahme gegen das Schwanzende hin ganz bedeutend und krümmt sich gleichzeitig in verschiedenen Richtungen; die hyalinen Chordazellen werden gegen das Ende naturgemäss immer kleiner; es lässt sich jedoch leicht erkennen, dass, je näher man zum Schwanzende gelangt, die Zellen um so mehr unverändertes Protoplasma enthalten: das äusserste Ende der Chorda, welche das Rückenmark mit einem kurzen Stück überragt, wird aus vollkommen protoplasmatischen Zellen gebildet; es besitzt also auch Lacerta vivipara in der letzten Embryonalperiode einen Chordastab, der aus protoplasmatischen Chordazellen besteht und auf den sich die cuticulare Scheide hinübererstreckt.

Die Chorda macht, wie schon erwähnt, mit ihrem Ende Krümmungen, die in den einzelnen Präparaten verschieden sind; gewöhnlich sind sie wellenförmig, doch kommt es auch vor, dass das Chordaende hakenförmig nach vorn gebogen ist. Verschieden ist auch bei den einzelnen Embryonen die Ausdehnung der Chorda nach hinten: sie reicht entweder bis dicht an die

Haut der Schwanzspitze, oder sie endet bereits vorher; sie erstreckt sich jedoch in den mir vorliegenden Stadien stets weiter nach hinten gegen die Schwanzspitze als das Rückenmark.

Dieselben Verhältnisse fand ich auch bei älteren Embryonen, die ich dem Uterus einer in der Mitte Juli gefangenen Eidechse entnommen habe. Bei diesen waren die Einschnürungen der Chorda an den Intervertebralstellen stärker ausgeprägt, die Bogen hatten sich bereits geschlossen.

Das äusserste Schwanzende eines dieser Embryonen ist in Fig. 9 bei starker Vergrösserung abgebildet: es ist auch hier um die Chorda nichts von einer besonderen Schicht oder gar Knorpellage zu erkennen: ein gleichmässiges interstitielles Gewebe erfüllt die ganze Schwanzspitze. In dem vorderen Teil des gezeichneten Abschnittes ist die cuticulare Scheide flach getroffen, weswegen die hyalinen Zellen nicht zu erkennen sind, die hier, wie die folgenden Schnitte der Serie zeigen, noch eine kurze Strecke weit vorhanden sind; offenbar machte die Chorda hier eine leichte Krümmung. Das äusserste Ende der Chorda besteht auch hier, wie aus der Fig. 9 deutlich zu ersehen ist, aus dicht bei einander gelagerten protoplasmatischen Zellen, die von der cuticularen Scheide (*cs*) umhüllt werden: sie stellen den Chordastab dar (*Chst*).

Auffallend ist dieses gezeichnete Präparat dadurch, dass die Chorda an ihrem Ende fast keine Krümmungen macht und die Spitze des Chordastabes durch die Haut hindurchgeht.

Ein Zweifel darüber, dass der Chordastab bei den Reptilien der Chorda angehört, kann, scheint es mir, nicht erhoben werden, da kein Anhaltspunkt dafür gegeben ist, dass derselbe unabhängig entsteht und sich sekundär erst mit der Chorda vereinigt; das Vorhandensein der cuticularen Scheide auf dem Chordastab liefert dagegen einen Beweis dafür, dass der Chordastab ein Teil der Chorda ist.

Der Umstand, dass bei so alten Embryonen, dessen Schwanzende in Fig. 9 abgebildet ist, um das äusserste Ende der Chorda nicht einmal die Andeutung einer Wirbelanlage vorhanden ist, lässt die Vermutung aufkommen, dass auch hier die Wirbelsäule bereits kürzer angelegt wird, als die Chorda; leider hatte ich selbst keine Gelegenheit, erwachsene Eidechsen zu untersuchen und in der Litteratur finde ich nur die Angabe von H. Müller, dass sich als letztes Ende der Wirbelsäule einer normalen Eidechse ein kleines Knötchen aus unvollkommener Knochensubstanz ohne Bogen fand (43, pag. 19).

5. Vögel.

Eingehende Untersuchungen über die Bildungsvorgänge im Schwanzende der Vögelembryonen verdanken wir M. Braun (7, 8). An Embryonen vom Wellenpapagei, von der Ente, der Taube, vom Sperling wies er nach, „dass mehr im embryonalen Körper an relativer Länge des Schwanzes und der Chorda angelegt, als späterhin verwendet wird“ (8, pag. 321). Die Wirbelsaite bleibt in ihrem hintersten Ende auf einem jüngeren Stadium stehen, sie wird hier von protoplasmareichen rundlichen Zellen gebildet; zunächst ist der Übergang zwischen dem in gewöhnlicher Weise differenzierten Chordateile und dem unveränderten protoplasmatischen ein allmählicher, späterhin entsteht zwischen beiden eine scharfe Grenze und das Ende erscheint als ein der Chorda angefügtes fremdes Gebilde, welches Braun Chordastäbchen nennt (7, pag. 174; 8, pag. 320); das Chordastäbchen fällt nachträglich der Resorption anheim. Bei Tauben- und Sperlingsembryonen ist das hintere Chordaende in einen ventralen und einen dorsalen Teil gespalten; bei Entenembryonen ist dasselbe stets ventral gekrümmt. Die vordere Grenze des Chordastäbchens fällt dabei mit der hinteren des sich entwickelnden Knorpelgewebes zusammen.

Um auch aus eigener Anschauung diese Verhältnisse kennen zu lernen, untersuchte ich Embryonen von der Dohle, dem Hühnchen und Hydrochelidon fissipes; die letzteren erhielt ich von Herrn Dr. H. Adolphi, Prosektor am anatomischen Institut; ich erlaube mir, ihm auch an dieser Stelle bestens zu danken.

Meine Befunde stimmen vollkommen mit den von Braun geschilderten überein; bei Embryonon von Corvus monedula und Hydrochelidon fissipes war das Schwanzende der Chorda in den von mir untersuchten Entwickelungsstadien auf einer weit jüngeren Entwickelungsstufe als der übrige Teil der Wirbelsaite; sogar zu der Zeit, wenn bereits deutliche Wirbelanlagen vorhanden sind, lässt sich die Chorda nicht bis an ihr äusserstes Ende abgrenzen, sie geht da in die Zellmasse des Schwanzes auf, oder hat sich vielmehr noch nicht herausdifferenziert; eine kurze Strecke vorher lässt sich in den hyalinen Chordazellen eine gegen das Schwanzende stetig zunehmende Protoplasmamenge feststellen, worauf zuletzt die Zellen vollkommen protoplasmatisch und mehr rundlich werden.

Vom Hühnchen untersuchte ich Embryonen vom 5. bis zum 10. Tage; die jüngeren Embryonen zeigten die Chorda noch nicht bis ans äusserste Ende differenziert, und den allmählichen Übergang der hyalinen Chordazellen in protoplasmatische, runde Elemente. Bei Hühnchenembryonen vom 8. Bebrütungstage finde ich als Ende der Chorda eine feingekörnte Masse (Fig. 10) in dem Anfangsteil derselben sind noch grössere und kleinere hyaline Tropfen (*h*) zu erkennen, zwischen denen Kerne gelagert sind; dieses Gebilde muss ich für das Chordastäbchen Brauns halten, das aber bereits einer Umwandlung unterliegt, denn wie Braun angiebt, fällt das Chordastäbchen nachträglich bei den Vögeln der Resorption anheim. Es scheint überhaupt, dass beim Hühnchen ein deutlich ausgebildetes Chordastäbchen nicht zur Ausbildung gelangt, sondern dass dasselbe bereits ehe noch

das Ende der Chorda sich herausdifferenziert hat, auch sofort zerfällt und resorbiert wird. Denn es ist mir nicht gelungen, das Stäbchen beim Hühnchen so zu sehen, wie es Braun für den Wellenpapagei zeichnet; ich muss daher hier eine abgekürzte Bildungsweise annehmen.

Interessant ist jedoch das Vorkommen von hyalinen Tropfen in dem zerfallenden Stäbchen, denn es beweisst, dass das Ende der bleibenden Chorda, um die sich die Wirbelsäule anlegt, auch noch in später Embryonalzeit die Umwandlung der protoplasmatischen Zellen erkennen lässt. Bei manchen Embryonen liess sich eine Längsspaltung der Chorda wahrnehmen, die jedoch nicht durch die ganze Dicke des Organs zu gehen schien.

6. Säugetiere.

Von E. Rosenberg ist der Befund erhoben worden, dass bei einem menschlichen Embryo die Chorda dorsalis sich noch jenseits des letzten Wirbels erstreckt; in einem älteren Stadium ist dieses die Wirbel überragende Ende der Wirbelsaite stark aufgeknäuelt (50, pag. 123). Braun berichtet ferner, dass bei einer Reihe untersuchter Säugetierembryonen sich um das hinterste Ende der Chorda keine Wirbel bilden, sondern es ragt jenseits der Wirbelsäule heraus, ist oft geteilt und gewunden oder geschlängelt; in jüngeren Stadien liegt das Ende der Wirbelsaite in dem „Schwanzfaden", welcher späterhin nur aus Epidermiszellen besteht und zuletzt ganz schwindet (7, pag. 174; 9, pag. 232). Desgleichen berichtet auch A. Ecker, dass bei jungen menschlichen Embryonen das untere Körperende eine schwanzförmige Verlängerung bildet, welche keine Wirbelsegmente enthält, sondern nur die Chorda dorsalis. — Dieses wirbellose Schwanzstück unterliegt einer Reduktion, die Chorda schlängelt und wickelt sich zu einem Knötchen auf (10, pag. 427). — Braun äussert sich dahin, dass durch diese Befunde der Nach-

weis geliefert ist, dass die Chorda zu lang angelegt wird (7, pag. 175). —

Ich untersuchte einige Embryonen von der Maus und vom Schaf; meine Befunde stimmen vollkommen mit denen von Braun überein. Die Fig. 11 zeigt das Chordaende eines Mausembryo bei starker Vergrösserung; im vorderen Abschnitt der gezeichneten Strecke sind die hyalinen Zellen der Chorda deutlich zu erkennen (*ch*); im hinteren Abschnitt dagegen wird die Wirbelsaite aus protoplasmatischen Zellen zusammengesetzt (*chst*), zwischen denen noch hier und da kleinere hyaline Tropfen (*h*) auftreten als Zeichen dafür, dass auch in diesem Teil noch beständig eine Umwandlung der Zellen vor sich geht, wenngleich dieselbe nur langsam stattfindet. — Es ist dieses freie Chordaende somit eine homologe Bildung, wie sie bei den anderen Wirbeltierklassen zu beobachten ist: ein Chordastab, der Endabschnitt der Wirbelsaite, der hier nach den Beobachtungen Brauns vollkommen schwindet. —

Erörterung und Zusammenfassung der Ergebnisse.

Während es seit den Untersuchungen von Kölliker bekannt war, dass bei Ganoiden und Teleostiern (29) die Chorda dorsalis sich über das Ende der Wirbelsäule hinauserstreckt, und ferner Braun in seinen Arbeiten (7, 8, 9) gezeigt hatte, dass auch bei Vögeln und Säugetieren die Chorda dorsalis „zu lang" angelegt wird, dass sich um ihr letztes Schwanzende keine Wirbel anlegen und dass dieses Endstück schliesslich resorbiert wird, schien bei den urodelen Amphibien und Eidechsen die Wirbelsaite nach den Untersuchungen von Flesch (11) und Fraisse (12, 13, 14) zu kurz zu sein und der Endabschnitt der Wirbelsäule sollte durch einen Knorpelstab gebildet werden, der entweder aus vollkommen selbständigen Elementen, oder aus denen der skeletogenen Scheide entstehen sollte. Durch meine

Untersuchung (54) glaube ich den Nachweis geliefert zu haben, dass der Chordastab seinen Ursprung von Chordazellen nimmt, dass somit auch bei den urodelen Amphibien die Chorda länger ist als die Wirbelsäule. —

Die Untersuchung des Endabschnittes der Chorda lieferte interessante Befunde. Bei Pristiurusembryonen verharrt das Schwanzende der Chorda längere Zeit auf einer früheren Entwickelungsstufe, bedingt durch eine verzögerte Umwandlung der protoplasmatischen Zellen; dieser Abschnitt überragt das Medullarrohr, während bei älteren Haijungen Wirbelsaite und Rückenmark gleich lang sind. Während ausserdem bei den Pristiurusembryonen um das letzte Chordaende keine skeletogene Schicht zu erkennen ist, reicht die Wirbelsäule der älteren Haijungen bis ans äusserste Ende der Chorda: es scheint somit, dass nachträglich auch das ursprünglich das Medullarrohr überragende Endstück der Wirbelsaite in das Gebiet der Wirbelsäule einbezogen wird. —

Bei den Knochenfischen wird die definitive Ausbildung des Schwanzendes der Chorda noch mehr verzögert, es kommt zur Bildung eines aus protoplasmatischen Zellen gebildeten Endteils — des Chordastabes, der mit zunehmendem Alter der Tiere allmählich schwindet, indem seine Zellen die hyaline Umwandlung wie die übrigen Chordazellen erleiden. Die Grenze zwischen hyaliner Chorda und dem Chordastab ist dadurch nie eine scharfe; in allmählichem Übergange werden die hyalinen Chordazellen immer protoplasmareicher, um schliesslich als protoplasmatische Zellen zu imponieren, in denen hyaline Tropfen auftreten. Das Ende der Wirbelsäule fällt jedoch nicht mit dem Beginn des Chordastabes zusammen, sie endet bereits vorher, noch im Bereich der hyalinen Chorda.

Auf gleiche Weise kommt es auch bei den urodelen Amphibien zur Bildung eines Chordastabes, der jedoch beträchtlich länger ist; die hyaline Umwandlung seiner Zellen geht hier

noch langsamer vor sich; der Chordastab bleibt als solcher bestehen; es tritt zwischen seinen Zellen Intercellularsubstanz auf und der Stab gliedert sich in seinem Anfangsteil durch die Form und Anordnung seiner Zellen in mehrere Segmente, die Wirbeln entsprechen. —

Bei den Reptilien ist der Chordastab auch in spätembryonaler Zeit aus protoplasmatischen Zellen zusammengesetzt, zwischen denen eine Intercellularsubstanz nicht wahrnehmbar ist. Seine Zusammensetzung aus Chordazellen dokumentiert der Chordastab dadurch, dass zwischen ihm und der übrigen Chorda keine Grenze vorhanden ist und dass sich die cuticulare Chordascheide hinübererstreckt. — Es scheinen auch bei den Reptilien sich um das letzte Chordaende keine Wirbel anzulegen.

Bei Vögeln und Säugetieren ist die analoge Bildung vorhanden, wie es Braun gezeigt hat (7, 8, 9); doch wird hier der Chordastab nachträglich resorbiert. —

Aus diesen Befunden geht hervor, dass in der Reihe der Wirbeltierklassen eine allmähliche Verkürzung des ganzen Achsenskeletes sich geltend macht. Diese Thatsache macht sich im kaudalen Chordaende durch Bildung des Chordastabes und bei der Wirbelsäule dadurch bemerkbar, dass sie von den Knochenfischen an nicht in der ganzen Ausdehnung der Wirbelsaite angelegt wird. Die Verkürzung der Chorda dorsalis giebt sich zunächst in Form einer verzögerten Ausbildung des Endabschnittes kund; erst bei den Vögeln und Säugetieren wird dann dieses Endstück resorbiert. Bei den Säugetieren, namentlich den Haussäugetieren, erfolgt, wie Bonnet (7) gezeigt hat, eine weitere Reduktion der Schwanzwirbelsäule, die einen excessiven Grad bei den stummelschwänzigen Tieren erreicht.

Vorübergehend erlangt der Endabschnitt des ursprünglichen Achsenskelettes bei den urodelen Amphibien durch funktionelle Anpassung eine weitere Ausbildung. —

Es ist somit die Chorda dorsalis nicht „zu lang" angelegt, wie Braun sich äussert, sondern die Wirbelsäule ist kürzer als die Wirbelsaite.

Ausserdem zeigen diese Untersuchungen, dass die Elemente der Chorda sich verschieden ausbilden können: zum grössten Teil erleiden sie eine hyaline Umwandlung; sie können jedoch kürzere oder längere Zeit protoplasmatisch bleiben, wie im Chordastab der Knochenfische, Vögel und Säugetiere; schliesslich sind sie imstande, ein knorpelähnliches Gewebe zu bilden, wie es Gegenbaur in der Wirbelsäule von Amphibien, Reptilien und Vögeln gesehen (15), Kölliker bei Polypterus und Lepidosteus beschrieben hat (29). Dieselbe Umformung tritt auch im Chordastab der urodelen Amphibien auf, und wie es scheint auch im Kopfteil der Chorda; denn es liegen mir Präparate von jungen Stichlingen vor, bei denen sich Knorpel als direkte Fortsetzung der Chorda erkennen lässt, wobei die cuticulare Scheide auf den Knorpel überzugehen scheint; ferner sehe ich auf einer Querschnittserie durch den Kopf einer Tritonlarve die Kontinuität der Chorda durch knorpelartiges Gewebe unterbrochen. Durch weitere Untersuchungen hoffe ich eine Aufklärung der erwähnten Verhältnisse zu erlangen.

Ich fasse zum Schluss die Ergebnisse meiner Untersuchung kurz zusammen:

1. Allen untersuchten Wirbeltieren kommt eine cuticulare Chordascheide zu.
2. Die cuticulare Chordascheide ist ein Absonderungsprodukt der Chordazellen.
3. Die cuticulare Chordascheide der Knochenfische und Amphibien erlangt eine beträchtliche Dicke, ohne jedoch Zellen zu enthalten.
4. Bei Pristiurus, Knochenfischen und Amphibien wird um die cuticulare Chordascheide von Zellen,

die ursprünglich dieser dicht anliegen, eine Elastica externa gebildet.

5. Bei den Selachiern unterliegen die Zellen der Chorda bis ans äusserste Ende einer hyalinen Metamorphose.
6. Bei den Knochenfischen kommt es durch verzögerte Umwandlung der Chordazellen zur Bildung eines transitorischen Chordastabes, der aus protoplasmatischen Chordazellen besteht; diese werden nachträglich allmählich hyalin umgewandelt.
7. Bei den urodelen Amphibien wird gleichfalls ein Chordastab gebildet, der nachträglich eine knorpelähnliche Beschaffenheit erhält und sich durch die Form und Anordnung seiner Zellen in seinem Anfangsteil in mehrere Segmente gliedert.
8. Bei Lacerta vivipara entsteht ein Chordastab, der jedoch auch in spätembryonaler Zeit keinen knorpelartigen Charakter aufweist.
9. Bei Vögeln und Säugetieren bleibt der Chordastab nur eine kurze Zeit bestehen und wird dann resorbiert (Braun).
10. Bei Selachiern wird die Wirbelsäule in der ganzen Ausdehnung der Chorda angelegt; bei allen höheren Wirbeltieren ist die Anlage der Wirbelsäule kürzer als die Chorda. — Es macht sich also in der Stammesgeschichte eine Reduktion des Achsenskelets bemerkbar.

Dorpat, November 1892.

Litteraturverzeichnis.

1. Balfour, F. M., The Development of Elasmobranch Fishes. The Journal of Anatomy and Physiology Vol. X. 1876.
2. Balfour, F. M., The Development of Elasmobranch Fishes. The Journal of Anatomy and Physiology Vol. XI. 1877.
3. Balfour, F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übersetzt von B. Vetter. Bd. II, Jena 1881.
4. Barfurth, D., Die Rückbildung des Froschlarvenschwanzes und die sog. Sarkoplasten. Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. 29, 1887, pag. 35 ff.
5. Barfurth, D., Zur Entwickelung und Regeneration der Chorda dorsalis bei den urodelen Amphibien. Anatomischer Anzeiger 1891.
6. Barfurth, D., Zur Regeneration der Gewebe. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 37, 1891, pag. 406 ff.
7. Bonnet, R., Die stummelschwänzigen Hunde im Hinblick auf die Vererbung erworbener Eigenschaften. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der zweiten Versammlung in Würzburg 1888, pag. 94 ff.
8. Braun, M., Aus der Entwickelungsgeschichte der Papageien IV. Verhandlungen der physik.-mediz. Gesellschaft in Würzburg. Neue Folge, Bd. XV, 1881, pag. 173 ff.
9. Braun, M., Die Entwickelung des Wellenpapagei's. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. V, Würzburg 1882, pag. 161 ff.
10. Braun, K., Entwickelungsvorgänge am Schwanzende von Säugetieren. Archiv für Anatomie und Entwickelungsgesch. Jahrgang 1882, pag. 207 ff.
11. Ecker, A., Besitzt der menschliche Embryo einen Schwanz? Briefliche Mitteilung an W. His. Archiv für Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Jahrgang 1880, pag. 421 ff.
12. Flesch, M., Über das Schwanzende der Wirbelsäule. Sitzungsberichte der physik.-mediz. Gesellschaft in Würzburg in den Verhandlungen derselben Gesellschaft. Neue Folge, Bd. XIII, 1879, pag. XXX ff.
13. Fraisse, P., Eigentümliche Strukturverhältnisse im Schwanze erwachsener Urodelen. Vorläufige Mitteilung. Zoologischer Anzeiger, III. Jahrgang, 1880, Nr. 46, pag. 12.
14. Fraisse, P., Beiträge zur Anatomie von Pleurodeles Waltlii. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. V, 1882, pag. 344 ff.

15. Fraisse, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren. Kassel und Berlin 1885.
16. Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.
17. Gegenbaur, C., Über die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft Bd. III, 1867, pag. 359 ff.
18. Gegenbaur, C., Über das Skeletgewebe der Cyklostomen. Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft Bd. V, 1870, Leipzig, pag. 43 ff.
19. Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Heft III. Das Kopfskelet der Selachier. Leipzig 1872.
20. Götte, Al., Die Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Leipzig 1875.
21. Götte, Al., Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbeltiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. XV, 1878, pag. 461 ff.
22. Götte, Al., Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbeltiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. 5. Die Teleostier. Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. XVI, 1879, pag. 117 ff.
23. Grassi, B., Beiträge zur näheren Kenntnis der Entwickelung der Wirbelsäule der Teleostier. Auszug. Morpholog. Jahrbuch, Bd. VIII, 1883, pag. 457.
24. Hasse, C., Das natürliche System der Elasmobranchier. Jena 1879.
25. Hasse, C., Beiträge zur allgemeinen Stammesgeschichte der Wirbeltiere. Jena 1883.
26. Hasse, C., Die Entwickelung der Wirbelsäule von Triton taeniatus. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie LIII, Suppl., pag. 1 ff.
27. Henneguy, F., Recherches sur le développement des poissons osseux. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie (Pouchet), Vol. XXIV, 1888, Paris.
28. Hoffmann, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische. Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen. Drie en twintigste Deel. Amsterdam 1883, pag. 1 ff.
29. Kölliker, A., Mikroskop. Anatomie, II. Bd., Erste Hälfte, Leipzig 1850.
30. Kölliker, A., Über das Ende der Wirbelsäule der Ganoiden und einiger Teleostier. Festschrift zur Feier des vierhundertjährigen Jubiläums der schweizerischen Universität Basel. Leipzig, W. Engelmann, 1860.
31. Kölliker, A., Über die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger andern Fische. Verhandlungen der physik.-mediz. Gesellschaft in Würzburg, Bd. X, 1860, pag. 193 ff.
32. Kölliker, A., Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier, insbesondere über die Wirbel der Lamnoidei nebst allgemeinen Bemerkungen über die Bildung der Wirbel der Plagiostomen. Denkschrift der Senkenbergischen Gesellschaft, Bd. V, Frankfurt 1864.
33. Kölliker, A., Kritische Bemerkungen zur Geschichte der Untersuchungen über die Scheiden der Chorda dorsalis. Verhandlungen d. physik.-medizin. Gesellschaft in Würzburg. Neue Folge, Bd. III, Würzburg 1872, pag. 336 ff.

34. Kowalewsky, A., Weitere Studien über die Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus nebst einem Beitrage zur Homologie des Nervensystems der Würmer und Wirbeltiere. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. XIII, 1877, pag. 181 ff.
35. Krause, W., Der Ventriculus terminalis des Rückenmarkes. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. XI, 1875, pag. 216 ff.
36. Krause, W., Die Retina. Internationale Monatsschrift für Anat. und Phys., Bd. V, 1888, pag. 132 ff.
37. v. La Valette St. George, Der Fischbrutapparat. 2. Auflage, Bonn, Max Cohen & Sohn (Dr. Cohen), 1887.
38. Lereboullet, M., Resumé d'un travail d'embryologie comparée sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'écrevisse. Annales des sciences naturelles. Quatrième série, T. I. Paris 1854, pag. 237 ff.
39. Leydig, Fr., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M. 1857.
40. List, J. H., Zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische (Labriden). Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XLV, 1887, pag. 595 ff.
41. Lotz, Ph., Über den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden, Cyprinoiden, Percoiden und Kataphrakten. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XIV, 1864, pag. 81 ff.
42. Lvoff, B., Vergleichend-anatomische Untersuchungen der Chorda und der Chordascheiden bei Fischen. Bulletin de la societé impériale des Naturalistes de Moscou. Nouvelle série, T. I, Moscou 1887, pag. 227 ff. (russisch).
43. Lvoff, B., Vergleichend-anatomische Studien über die Chorda und die Chordascheiden. Bulletin de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou. Nouvelle série, T. I, Moscou 1887, pag. 442 ff. (Auszug der in demselben Bande erschienenen russischen Arbeit.)
44. Müller, H., Über Regeneration der Wirbelsäule und des Rückenmarkes bei Tritonen und Eidechsen. Frankfurt a. M. 1864.
45. Müller, J., Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1835.
46. Müller, W., Über den Bau der Chorda dorsalis. Beobachtungen des pathologischen Instituts zu Jena, in Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft, Bd. VI, 1871, pag. 327 ff.
47. Oellacher, J., Beiträge zur Entwickelung der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXIII, 1873, pag. 1 ff.
48. Quatrefages, de, M. A., Mémoire sur le système nérveux et sur l'histologie de Branchiostome ou Amphioxus. Annales des sciences naturelles. Troisième série. Zoologie T. IV., 1845, Paris, pag. 197 ff.
49. Rabl, C., Theorie des Mesoderms II. Morphologisches Jahrbuch, pag. 65 ff.
50. Retzius, G., Einige Beiträge zur Histologie und Histochemie der Chorda dorsalis. Archiv für Anatomie und Entwickelungsgeschichte 1881, pag. 89 ff.
51. Rosenberg, E., Über die Entwickelung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Morphologisches Jahrbuch, Bd. I, 1876, pag. 83 ff.

52. Saint-Remy, G., Recherches sur la portion terminal du canal de l'épendyme chez les vertébrés. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie, Bd. V, 1888, pag. 17 ff.

53. Salensky, W., Entwickelungsgeschichte des Sterlet (Acipenser ruthenus). Teil II. Postembryonale Entwickelung und Entwickelung der Organe. Arbeiten der Naturforscher-Gesellschaft bei der Kaiserl. Univers. Kasan, Bd. X, Lief. 2, 1880, pag. 394 ff. (russisch).

54. Schmidt, V., Die Entwickelung des Hinterendes der Chorda dorsalis bei Siredon pisciformis. Inaug.-Diss. (Dorpat). St. Petersburg 1891.

55. Schneider, A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879.

56. Schwarz, D., Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbeltiere. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 48, 1889, pag. 191 ff.

57. Strasser, H., Zur Entwickelung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morpholog. Jahrbuch Bd. V, 1879, pag. 240 ff.

58. Ziegler, H. E. und F., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Torpedo. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. XXXIX, pag. 56 ff.

Figuren-Erklärung der Tafeln XVI/XVII u. XVIII.

Die Figuren sind mit Ausnahme von Fig. 7 und 8 mit der Camera lucida von Nachet (Leitz) in der Höhe des Objekttisches gezeichnet. Fig. 7 und Fig. 8 sind mit dem Zeichenapparat von Abbe (Zeiss) gezeichnet worden.

Fig. 1. Schwanzende eines Embryo von Pristiurus melanostomus; 18 mm Gesamtlänge; Sublimat nach Bizzozero; Hämatoxylin in toto; schräger Sagittalschnitt; Schnittdicke 7,5 μ; Leitz Ok. 1, Obj. 7, eingeschobener Tubus.

Ch Chorda dorsalis; *ph* eine näher zur Peripherie getroffene Strecke der Chorda; *cs* kutikulare Chordascheide; *K* Kerne der hyalinen Chordazellen; *Rz* Rindenzellen der Chorda; *p.Z.* protoplasmatische Zellen des Chordaendes; *Rm* laterale Wand des Ventriculus terminalis des Rückenmarksrohres; *Z* Anlage von Hautzähnen; *Ep* Epidermis.

Fig. 2. Schwanzende eines Embryo von Esox lucius kurz vor dem Ausschlüpfen; 6,5 mm Gesamtlänge; Sublimat nach Bizzozero; Hämatoxylin in toto; Medianschnitt; Schnittdicke 7,5 μ; Leitz Ok. 3, Obj. 4, ausgez. Tubus.

Ch Chorda dorsalis; *h* hyaline Tropfen in den Chordazellen; *p.Z.* protoplasmatische Chordazellen; *cs* cuticulare Chordascheide; *Rm* Rückenmarksrohr; *Ao* Aortenstrang (Oellacher); *Ep* Epidermis.

Fig. 3. Chordastab von Esox lucius; 12 mm Gesamtlänge; Sublimat nach Bizzozero; Hämatoxylin auf dem Objektträger; Sagittalschnitt; Schnittdicke 7,5 μ; Leitz Ok. 1, Obj. 7, ausgezog. Tubus.

Ch hyaline Chorda; *Chst* Chordastab; *h* hyaline Tropfen im Chordastab; *Rz* protoplasmatische Rindenzellen der Chorda; *cs* cuticulare Scheide; *Rm* Rückenmarksrohr.

Fig. 4. Schwanzende von Trutta fario; 13 mm Gesamtlänge; Chromessigsäure; Hämatoxylin in toto; Medianschnitt; Schnittdicke 7,5 μ; Leitz Ok. 3, Obj. 3, ausgezog. Tubus.

Ch Chorda dorsalis; *Chst* Chordastab; *K* Kerne der hyalinen Chordazellen; *cs* cuticulare Chordascheide; *Scs* skeletogene Schicht; *Rm* Rückenmarksrohr mit dem Ventriculus terminalis; *G* Gefäss; *Ep* Epidermis.

Fig. 5. Chordastab von Trutta fario; 16,5 mm Gesamtlänge; Chromessigsäure; Hämatoxylin in toto; Sagittalschnitt; Schnittdicke 7,5 μ; Leitz Ok. 1, Obj. 7, ausgezogener Tubus.

Rz protoplasmatische Rindenzellen der Chorda; *hz* hyaline Chordazellen; *h* hyaline Tropfen in den Zellen des Chordastabes; *cs* cuticulare Chordascheide; *Ee* Elastica externa; *Rm* Rückenmarksrohr mit dem Ventriculus terminalis.

Fig. 6. Chordastab von Trutta fario; 20,0 mm Gesamtlänge; Chromessigsäure; Hämatoxylin in toto; Sagittalschnitt; Schnittdicke 7,5 μ; Leitz Ok. 3, Obj. 4.

Ch hyaline Chorda; *Chst* Chordastab; *Rz* protoplasmatische Rindenzellen der Chorda; *K* Kerne der hyalinen Chordazellen; *cs* cuticulare Chordascheide; *Rm* Rückenmarksrohr.

Fig. 7. Chordastab von Siredon pisciformis, 27,5 mm Gesamtlänge; Flemmingsche Mischung 5 Stunden; Chromessigsäure 14 St.; alkoholisches Borax-Karmin; Medianschnitt; Schnittdicke 7,5 μ; Zeiss Ok. 3, Obj. D.

Ch hyaline Chordazellen; *K* Kerne der hyalinen Zellen; *Rz* Rindenzellen der Chorda; *Chst* Chordastab; *cs* cuticulare Scheide; *Az* Zellen der äusseren Scheide; *Bz* Bindegewebszellen; *M* Mitosen; *Rm* Rückenmarksrohr; *Ac* Arteria caudalis.

Fig. 8. Chordastab mit beginnender Gliederung von Siredon pisciformis; 27,0 mm Gesamtlänge; Behandlung und Färbung wie vorhin; Sagittalschnitt; Schnittdicke 7,5 μ; Zeiss Ok. 3, Obj. A.

Ch hyaline Chordazellen; *K* Kerne der hyalinen Zellen; *cs* cuticulare Scheide; *Chst* Chordastab; *a* ein dem Wirbelkörper entsprechendes Segment des Chordastabes; *b* zwischen 2 Segmenten gelegene Strecke; *Rm* Rückenmarksrohr.

Fig. 9. Schwanzende eines fast reifen Embryos von Lacerta vivipara; ungefähre Gesamtlänge 36 mm; Chromsäure 1/4 %; Hämatoxylin in toto; Sagittalschnitt; Schnittdicke 7,5 μ; Leitz Ok. 1, Obj. 7, ausgezogener Tubus.

Ch Chorda; *cs* cuticulare Scheide; *Chst* Chordastab; *G* Gefässe; *Ep* Epidermis.

Fig. 10. Schwanzende eines Embryo von Gallus domesticus vom 8. Bebrütungstage; Sublimat nach Bizzozero; Borax-Karmin in toto; Sagittalschnitt; Schnittdicke 7.5 μ; Leitz Ok., Obj. 7, eingeschob. Tubus.

Ch Chorda dorsalis; *Chst* Chordastab; *h* hyaline Tropfen im Chordastab; *cs* cuticulare Scheide; *Scs* skeletogene Schicht; *Rm* Rückenmark; *Ep* Epidermis.

Fig. 11. Schwanzende eines Embryo von Mus musculus; Vorderhirn-Steisslänge 22 mm; Chromessigsäure; Borax-Karmin in toto; Frontalschnitt; Leitz Ok. 1, Obj. 7, eingeschob. Tubus.

Ch Chorda; *Chst* Chordastab; *h* hyaline Tropfen im Chordastab; *cs* cuticulare Scheide *a* eine Stelle, auf der die Chordaoberfläche flach längs der Scheide getroffen ist; *Ep* Epidermis; *G* Gefäss.

Fig. 12. Teil eines Querschnittes durch einen Embryo von Pristiurus melanostomus; 18 mm Gesamtlänge; Sublimat nach Bizzozero; Hämatoxylin in toto; Leitz Ok. 1, Obj. 7, ausgezogener Tubus.

Ch Chorda; *Rz* Rindenzellen der Chorda; *cs* cuticulare Scheide; *ee* Elastica externa; *ob* obere Bogenanlage; *Z* der Chorda dicht anliegende Zellen, die in die Zellen der Bogenanlagen übergehen; *Rm* Rückenmark.

XIV.

HÜLFSMITTEL UND NORMEN

ZUR

BESTIMMUNG UND VERANSCHAULICHUNG DER STELLUNGEN, BEWEGUNGEN UND KRAFTWIRKUNGEN

AM

KUGELGELENK,

INSBESONDERE AM

HÜFT- UND SCHULTERGELENKE DES MENSCHEN.

VON

H. STRASSER UND A. GASSMANN.

Aus dem anatomischen Institut in Bern.

Mit 9 Figuren auf Tafel XIX—XXVIII und 7 Figuren im Text.

I. Teil. (H. Strasser.)

Theoretische Grundlagen.

Vor 12 Jahren veröffentlichte ich in der Deutschen Zeitschrift für Chirurgie einen Aufsatz betitelt: „Zur prinzipiellen Einigung in Sachen der Gelenkmechanik". In demselben erörterte ich die Grundsätze, nach welchen in einheitlicher Weise die Stellungen und Bewegungen an Kugelgelenken untersucht, charakterisiert und registriert werden sollen. Ich entwickelte den Begriff der „Exkursionskugelfläche", welche die Fortsetzung und Vervollständigung des vom Ellbogenende des Humerus oder vom Knieende des Femur beschriebenen Kugelfläche ist. Die Stellung des Humerus oder Femur ist bestimmt, wenn man die Lage zweier Punkte des einen oder anderen Knochens, z. B. diejenige der beiden Epikondylen, oder wenn man die Richtung der Verbindungslinie der beiden Epikondylen und die Lage des mittelsten Punktes dieser Linie in der Exkursionskugelfläche kennt. Die Lage von Punkten aber und die Richtung von Linien auf der Exkursionskugelfläche lässt sich bestimmen, ganz ebenso wie dies bei Punkten und Linien der Erdoberfläche geschieht, durch Zuhilfenahme eines Gradnetzes, das aus Meridianen und Parallelkreisen besteht. Dieses Netz muss dem Schulterblatt oder Becken gegenüber seine Lage unverrückbar beibehalten, Meridiane und Parallelkreise müssen ein für allemal in bestimmter Weise bezeichnet und numeriert sein.

Die hier empfohlene Methode der Charakterisierung einer Stellung entspricht nicht dem allgemein üblichen Gebrauch. Man pflegt gewöhnlich eine Stellung zu charakterisieren durch Angabe der Bewegungen, vermittels welcher das Glied von der Grundstellung aus in jene zweite Stellung übergeführt werden kann. Soll eine solche Bestimmung korrekt sein, so müssen über die Ausgangsstellung und die für die verschiedenen Bewegungen anzuwendenden Bezeichnungen, und über die Grundstellung genaue Vereinbarungen bestehen. A. Fick ist wohl der Einzige, welcher diesen Anforderungen entsprochen hat. Nach seinem Vorschlag soll eine Stellung dadurch charakterisiert werden, dass man angiebt, um wie viele Winkelgrade man das Mobile nach einander flektieren, extendieren, dann ab- oder adduzieren, zuletzt ein- oder auswärts rotieren muss, um es aus der Grundstellung in jene zweite Stellung überzuführen. Die Flexion-Extension hat stattzufinden um eine horizontale Achse, welche durch beide Hüftgelenke geht, die Ab-Adduktion um eine quer zum Humerus oder Femur stehende, in der Sagittalebene verlaufende, bald mehr bald weniger geneigte Achse, die Längsrotation endlich um die Längslinie des Gliedes. Dieses Verfahren ist an und für sich nicht anschaulich und wird es erst, wenn man den Begriff der Exkursionskugel mit einem inneren und äusseren Pol, mit Äquator und Parallelkreisen einführt oder sich des später von uns zu beschreibenden Skelettphantoms zur Veranschaulichung bedient. Diesem Verfahren von A. Fick gegenüber hat nun die von mir empfohlene Art der Lagebestimmung den Vorteil, dass sie eine direkte Ortsbestimmung ist und keine Vereinbarungen über die Begriffe der Grundstellung, Flexion-Extension u. s. w. voraussetzt; ausserdem ist die mit Hilfe eines Gradnetzes bestimmte Stellung von vornherein graphisch registriert und in der graphischen Darstellung durchaus anschaulich.

Was nun aber die Definition und Registrierung der Bewegungen betrifft, und zwar der sogen. instantanen, einem

einzigen kleinsten Augenblick und einer bestimmten Stellung entsprechenden Bewegungen, so habe ich auch hier auf ein möglichst anschauliches Verfahren gedrungen. Ich forderte mit H. v. Meyer eine Zerlegung der Drehbewegung in die Drehung um die Längsachse des Gliedes und in die Drehung um eine quere Gelenkachse, für letztere Bewegung dann aber nicht eine Zerlegung nach zwei im Femur oder Humerus festgestellten Achsen oder Drehungsebenen, sondern eine Zerlegung nach zwei Drehungsebenen, die sich zwar auch in der Längslinie des Femur senkrecht schneiden, deren Lage aber für jede Stellung durch den zugehörigen Meridian und Parallelkreis bestimmt ist. Auch jede Einwirkung einer Muskelkraft sollte nach demselben Prinzip zerlegt und hinsichtlich ihrer Drehungsrichtung bestimmt werden. Die theoretischen Grundlagen für eine solche Zerlegung habe ich damals schon und später in meinem Buche: Über den Flug der Vögel pag. 120 u. ff. klarzustellen gesucht.

So viel ich weiss, hat meine Methode der Einregistrierung der Stellungen des Mobile in ein Gradnetz der Exkursionskugel bis jetzt nirgends Nachahmung gefunden. Ich bin selber der Einzige, der einen praktischen Gebrauch davon gemacht hat, indem ich in meiner Abhandlung: Zur funktionellen Anpassung der quergestreiften Muskulatur (Stuttgart 1883) die Extremstellungen und die Grenzen des Verkehrsgebietes des Humerus in einem gesunden und in einem erkrankten Schultergelenk graphisch dargestellt habe. Auch zeichnete ich für den Unterricht die normalen Verkehrsgrenzen und Extremstellungen der Längsrotation auf einen Globus und auf Globuskarten ein.

Stereometrische Betrachtungen sind nun freilich nicht Jedermanns Sache. Ich hätte die Nützlichkeit des Prinzips durch zahlreichere gut gewählte Beispiele darlegen und mit Hilfe von Phantomen verschiedenen Fachgenossen vordemonstrieren müssen. Auch beging ich entschieden einen Missgriff, indem ich die Pole der Exkursionskugel von Schulter- und Hüftgelenk oben und

unten annahm und für das Gradnetz horizontale Parallelkreise und vertikale Meridiane wählte. Infolge davon entfernte sich meine Art und Weise der Zerlegung der Bewegungen allzusehr von den in der Praxis am meisten eingebürgerten Normen. Erneute Beschäftigung mit dem Gegenstand hat mir gezeigt, dass dies weder notwendig noch zweckmässig gewesen ist. Ich ändere in dieser Hinsicht den Kurs, bevor irgend Jemand sich hat verleiten lassen mir zu folgen. Den Kern der Sache aber habe ich festgehalten und weiter zu entwickeln gesucht.

Es handelt sich im Grunde um die Geometrie derjenigen Teile am Kugelgelenk, und speziell am menschlichen Hüft- und Schultergelenk, welche ganz besonders für die mechanischen Verhältnisse wichtig und für die anatomische Topographie bestimmend sind; in erster Linie also um die geometrischen Verhältnisse des Skelettes und der Muskeln, am festgestellten Gelenk sowohl als bei der Bewegung. Die bewegenden Einwirkungen der Muskeln, soweit sie von den geometrischen Verhältnissen abhängen, sollen bestimmt und beurteilt werden können, ebenso die Verhältnisse der Gelenkkapsel, die Art ihrer mechanischen Beanspruchung und ihrer Wirkung auf die Gelenkkörper, soweit dieselbe von der Stellung und Bewegung im Gelenke abhängt.

Für die Bedürfnisse des Praktikers, des Arztes, des Klinikers, des Physiologen, des Künstlers kommen wie mir scheint zwei Aufgaben ganz besonders in Betracht:

1. Die Stellungen und Bewegungen der durch das Kugelgelenk verbundenen Teile müssen erstens einmal nach einheitlicher Methode durch Beobachtung und Messung am Präparat oder am Lebenden bestimmt, ferner durch eine möglichst beschränkte Zahl von charakteristischen Daten mit

Worten und Zahlen definiert, sie müssen endlich auch graphisch registriert werden können.

2. Zweitens aber muss es möglich sein, aus den Daten, welche auf diese Weise von irgend Jemandem über eine bestimmte Stellung oder Bewegung aufgezeichnet worden sind, eine zutreffende Vorstellung, ein anschauliches Bild von der Stellung und Bewegung der Gelenkteile, der Skelettteile nicht bloss, sondern auch der Muskeln und der Gelenkkapsel, wieder zu gewinnen.

Es scheint mir nützlich zu sein, diese beiden Aufgaben etwas auseinander zu halten. Es müssen darnach zwei Klassen von Methoden und Hilfsmitteln unterschieden werden, solche, welche der Registrierung und solche, welche der Rekonstruktion dienen.

In sofern als man voraussetzen darf, dass die Form des Beckens an sich bekannt und gegeben ist und ebenso die Gestalt des Femur, und dass ferner die Lage und Gestalt der Gelenkkapsel und der Muskeln durch die Stellung der beiden Skelettstücke zu einander vollkommen bestimmt ist, resp. mit Hilfe von Präparaten und Modellen für diese Stellung jederzeit wieder ermittelt werden kann, genügen zur Charakterisierung und Registrierung einer bestimmten Stellung und instantanen Bewegung im Hüftgelenk, und ähnliches gilt für jedes Kugelgelenk, einige wenige Daten. Es genügt die Stellung und Bewegung von drei einzigen Punkten des Femur gegenüber dem Becken resp. gegenüber drei Punkten des Beckens anzugeben. Nur dürfen diese drei Punkte jeweilen nicht in einer geraden Linie liegen.

Der Mittelpunkt, um welchen die Gelenkspalte des Kugelgelenkes sich krümmt, ändert seine Lage zu beiden Skelettstücken nicht, und gehört gleichsam beiden zugleich an.

Es genügt also, die Lage und Bewegung dieses Punktes und ausserdem noch von je zwei Punkten des Femur und des Beckens zu registrieren, oder, wenn das Becken festgestellt und

in seiner Lage bestimmt ist, die Lage und Bewegung von zwei Punkten des Femur, die nicht in derselben Gelenkachse liegen, gegenüber dem Becken.

Bei Untersuchungen am Lebenden oder an der Leiche stehen als Orientierungspunkte beim Becken zur Verfügung die beiden Spinae anteriores superiores des Darmbeins, die Sitzhöcker, die Symphyse, die Gegend der Spinae posteriores des Darmbeins; beim Femur eignen sich als Orientierungspunkte ganz besonders die beiden Epikondylen, weil sie verhältnismässig leicht abzutasten und weit vom Gelenk entfernt sind. Bestimmt man die Lage des Femur zum Becken oder des Humerus zum Schulterblatte mit Hilfe einer Gradeinteilung der Exkursionskugelfläche, so sind die Epikondylen zu Orientierungspunkten namentlich auch deshalb ganz besonders geeignet, weil sie beide in der Exkursionskugelfläche liegen.

Die Gradeinteilung der Exkursionskugelfläche denkt man sich unverschieblich gegenüber dem Becken oder Schulterblatt und unabhängig von der Stellung dieser Skelettstücke im Raum. Dies bedeutet, dass man nur die relative Stellung oder Bewegung untersuchen will, wobei man die Freiheit hat, das Becken- und Schulterblatt als ruhend und nur das Femur und den Humerus als mobil zu betrachten.

Immerhin wird man die Gradeinteilung so orientieren und numerieren, dass die Polachse bei aufrechter Haltung des Körpers und anatomischer Grundstellung der Glieder entweder horizontal oder vertikal steht (wir wählen das erstere) und dass der O.-Meridian dabei mit der Längslinie des Gliedes zusammenfällt.

Danach ist nun die Stellung des Schulterblattes oder Beckens zum Gradnetz ein für allemal zu bestimmen und zu vereinbaren. Irgend eine Hauptebene des Gradnetzes muss ferner durch die Orientierungspunkte des Beckens oder Schulterblattes annähernd genau zu bestimmen sein. Nur dann ist es möglich, auch am Lebenden und an der Leiche die Stellung des Mobile zu den

Meridianen und Parallelkreisen der Exkursionskugel nach einheitlichem Verfahren zu bestimmen.

Ich habe ein Interesse daran, von vornherein zu zeigen, dass eine derartige Bestimmung praktisch durchführbar ist, und wähle zur Exemplifikation das Hüftgelenk. Wir legen dort aus später darzulegenden Gründen die Polachse der Exkursionskugel durch die Verbindungslinie beider Hüftgelenke, und den O-Meridian durch die Längslinie des Femur bei der anatomischen Grundstellung. Die Richtung dieser Ebene wird sich am Lebenden leicht und genügend genau feststellen lassen auf Grund der Annahme, dass sie der Ebene, welche durch die Spinae anteriores superiores ossis ilei und die Tubercula pubica geht, parallel läuft, oder senkrecht steht zu einer Ebene, welche die Spinae anteriores und die Gegend der Spinae posteriores des Darmbeins trifft.

Der Winkel nun, welchen in einer zweiten Stellung die Längslinie des Oberschenkels, auf die Mittelebene projiziert, mit diesem O-Meridian nach vorn oder hinten bildet, lässt sich, durch Visieren von der Seite her oder durch wirkliches Projektionsverfahren, bestimmen, womit die Nummer des Meridians der zweiten Stellung (gleichsam die geographische Länge) gegeben ist.

Der Winkel, den die Längslinie des Beins mit der Verbindungslinie der Hüftgelenke bildet, ist ebenfalls leicht zu bestimmen und giebt die Poldistanz oder die Nummer des Parallelkreises (geographische Breite). Endlich kann auch untersucht werden, um welchen Winkel die Verbindungslinie der beiden Epikondylen gegenüber dem Meridian der Längslinie abweicht, womit die Längsrotationsstellung charakterisiert ist.

Ich denke mir nun, dass es in vielen Fällen der Praxis genügen möchte, die Stellung des Femur zum Becken an einem Skelettphantom, das aus Becken und Femur besteht, nachzuahmen und an diesem Phantom zu bestimmen.

Zu diesem Behufe muss das Femur mit dem Becken in einem künstlichen Hüftgelenke drehbar verbunden sein. Das Becken ist an einem Gestell starr befestigt. Ein Meridianrahmen, um eine Achse drehbar, welche mit der Verbindungslinie beider Hüftgelenke zusammenfällt, mit dem Mittelpunkte im künstlichen Hüftgelenk, lässt sich an die Längsachse des Femur anlegen; eine Kreisscheibe an der Drehungsachse lässt den Winkel ablesen, den der Rahmen mit der Ebene des O-Meridians bildet; die Gradteilung des Meridianrahmens lässt die Poldistanz oder die Nummer des Parallelkreises, eine über die Längslinie des Femur gesteckte Kreisscheibe den Winkel, den die Epikondylenlinie mit dem Meridianrahmen bildet, bestimmen.

Ein solches Skelettphantom, das wie man errät in erster Linie ein Hilfsmittel ist, um eine gemessene und registrierte Stellung, so weit die Verhältnisse des Skelettes in Frage kommen, zu rekonstruieren und zu veranschaulichen, kann also zur Nachahmung einer am Lebenden beobachteten Stellung und zur nachträglichen genauern Definition derselben dienen. Näheres über die Konstruktion eines solchen Hilfsmittel wird Herr Gassmann im zweiten Teile der Abhandlung angeben.

Die eigentliche Registrierung der auf die eine oder andere Weise gewonnenen Daten kann nun durch Wort und Zahl, eventuell bei einer Mehrzahl von Stellungen tabellarisch geschehen, oder aber, was viel anschaulicher und übersichtlicher ist, durch Einzeichnen auf einen mit Gradeinteilung versehenen Globus oder auf ein adäquates Kartenbild. Durch Registrierung von mehreren successive aufeinanderfolgenden Stellungen gelingt es, eine ganze komplizierte Bewegung hinsichtlich des Weges der Punkte zu charakterisieren.

Mit Hilfe der angegebenen Methoden können z. B. bestimmt, registriert und kartographisch dargestellt werden die verschiedenen Extremstellungen des Mobile, die Stellungen, welche bestimmten Luxationen vorangehen, annäherungsweise auch die

primären und sekundären Luxationsstellungen selbst und die zur Wiedereinrichtung dienende Bewegung, die Stellungen ferner, welche für bestimmte Muskelerkrankungen, Gelenkleiden, Lähmungen charakteristisch sind; endlich auch die aufeinanderfolgenden Gelenkstellungen bei charakteristischen aktiven Bewegungen.

So lange es sich nun bloss darum handelt, aus den kartographisch registrierten Daten ein anschauliches Bild von der Lage und Bewegung der Skeletteile zu rekonstruieren, ist die Aufgabe eine verhältnismässig einfache. Die Nachahmung der Stellungen und Bewegungen mit Hilfe des oben schon beschriebenen Skelettphantoms wird unter allen Umständen ausreichen. Ja der Kundige vermag aus der graphischen Registrierung, dem Kartenbild allein schon ein Bild von genügender Lebhaftigkeit und Genauigkeit zu gewinnen.

Ganz anders liegt die Sache, wo auch die Verhältnisse der Muskulatur Berücksichtigung finden sollen.

Das oben beschriebene Skelettphantom lässt sich nun freilich soweit herrichten, dass es für irgend eine Stellung des Skelettes auch zugleich die entsprechende Stellung der Muskeln anzeigt. Zu diesem Zwecke sind z. B. für das Hüftgelenk die Muskelansatzstellen am Becken und Femur zu markieren. Sodann spannt man den verschiedenen Muskelzügen entsprechend Fäden, welche einerseits am Femur befestigt sind, andererseits am Beckenursprung durch Ösen laufen, von da aus über Rollen weiter gehen und jenseits der letzteren durch Gewichte beschwert sind.

Ein solches „Skelett-Muskelphantom“ leistet für die Untersuchung der Muskelwirkung gute Dienste. Besonders deutlich wird durch das Sinken oder Steigen der Gewichte angezeigt, welche Muskeln sich bei einer bestimmten Bewegung des Femur verkürzen und welche sich verlängern. Ja durch Ausführung sehr kleiner Drehbewegungen von gleichem Winkelmass, in jeder der drei Drehungsrichtungen, nach welcher laut Vereinbarung die Bewegung zerlegt wird, erhält man für die

Verschiebung desselben Gewichtes drei verschiedene Werte und diese drei Werte sind den Kraftmomenten, mit welchen der Muskel die Drehung des Femur nach jenen drei Richtungen besorgt, proportional. (A. E. Fick.)

Für solche Messungen sind freilich ziemlich komplizierte Hilfsvorrichtungen notwendig. Ich habe einen solchen Apparat thatsächlich konstruiert und benutzt zu Untersuchungen über die Muskulatur am Schultergelenk der Vögel [1]).

Was an einem solchen Phantom noch nicht befriedigt, ist der Umstand, dass die drehende Einwirkung des einzelnen Muskels auf das Mobile nicht ohne weiteres anschaulich ist. Es handelt sich natürlich um eine Drehung parallel der Ebene, welche durch die Zugrichtung des Muskels und den Gelenkmittelpunkt gelegt ist. Diese Ebene muss aber erst gesucht, ausgesteckt visiert werden, eine Zerlegung des Drehbestrebens des Muskels aber nach den drei vereinbarten Hauptebenen der Drehung, wie sie durchaus nötig ist, wenn man die Wirkung mehrerer Muskeln vergleichen oder zusammenrechnen will, ist natürlich noch viel weniger ohne weiteres zu bewerkstelligen.

Es ist mir nun im Verein mit Herrn cand. med. Gassmann gelungen, ein neues Hilfsmittel zu konstruieren, welches in viel unmittelbarerer Weise die Richtung der drehenden Einwirkung der Muskeln am Kugelgelenk zur Anschauung bringt. Ich will diesen Apparat das „Globus-Muskel-Phantom" nennen. Um das Prinzip desselben zu erläutern muss ich etwas weiter ausholen. Als Beispiel sei wieder das Hüftgelenk gewählt.

1. Bestimmung der Drehungsebene und Drehungsachse einer Muskelkraft.

Femur und Becken sind durch ein Kugelgelenk verbunden. Die Bewegung des Mittelpunktes des Schenkelkopfes gegenüber

[1]) Nicht publiziert.

dem Becken ist stets = 0 und für einen einzigen kurzen Augenblick ist sogar die Bewegung einer ganzen geradlinigen Reihe von Punkten, die den Gelenkmittelpunkt mit enthält, = 0 (instantane Drehungsachse). Dass nun eine am Femur angreifende Kraft (Muskelkraft) z. B. eine Drehung um eine Gelenkachse hervorruft, rührt davon her, dass am Gelenk selbst Widerstandskräfte wachgerufen werden, welche zusammen mit jener Kraft eine Drehkraft, ein Kräftepaar liefern, andererseits aber auch die Bewegung der ganzen Masse des Mobile oder ihres Schwerpunktes beeinflussen. Und zwar ist das Verhältnis der resultierenden Drehung zur resultierenden Verschiebung des Ganzen immer so, dass der Gelenkmittelpunkt gegenüber dem Becken an Ort und Stelle bleibt. (Vergl. Strasser, Über den Flug der Vögel, pag. 122 ff. Jena 1885.).

Es lässt sich nun zeigen, dass im allgemeinen, von den Extremstellungen abgesehen [1]), jene im Gelenk wachgerufenen Widerstandskräfte resultierend in der Kraftebene des Muskels wirken, d. h. in einer Ebene, welche durch die Richtung des Muskelzuges und den Gelenkmittelpunkt bestimmt ist. So kann auch das resultierende Kräftepaar nur in dieser Ebene wirken. Die Kraftebene des Muskels ist also zugleich die Ebene seiner drehenden Einwirkung und die Drehungsachse steht senkrecht zur Kraftebene. Das Drehungsmoment jenes Kräftepaares aber hängt ab von der Grösse der Muskelkraft und dem kürzesten Abstand ihrer Zugrichtung vom Gelenkmittelpunkt. Wird erstere mit k, letztere mit a bezeichnet, so ist das Drehungsmoment = ka.

[1]) In den Extremstellungen des Gelenkes kommt auch noch die Spannung der Gelenkbänder in Frage, welche unter Umständen in einer anderen Ebene als der Kraftebene des Muskels drehend einwirkt. Ein solches Drehbestreben muss bei der Analyse getrennt behandelt werden, gerade so wie die Einwirkung einer zweiten, dritten Muskelkraft.

2. Substitution einer anderen Kraft an Stelle der Muselkraft.

Genau dasselbe Drehbestreben kommt nun aber jeder anderen, in derselben Kraftebene wirkenden Kraft zu, wenn nur das Produkt Grösse der Kraft mal Abstand vom Gelenkmittelpunkt einen Wert $= k\,a$ hat, während dabei Grösse, Angriffspunkt und Richtung der im Gelenk wachgerufenen Widerstände ganz verschieden sein können.

Die Zugrichtung eines Muskels fällt im allgemeinen in die kürzeste Verbindungslinie zwischen der Ursprungsstelle resp. der letzten Umbiegungsstelle des Muskels und dem Ansatze. Je nach der Stellung des Femur im Gelenk hat diese Linie eine ganz verschiedene Richtung und auch die Kraftebene des Muskels schneidet sowohl das Femur als das Becken jeweilen in ganz verschiedener Weise. Immer aber trifft letztere die beiden kürzesten Verbindungslinien zwischen der Ansatzstelle am Femur, und der Ursprungsstelle oder letzten Umbiegungsstelle am Becken einerseits, dem Gelenkmittelpunkt andererseits. In diesen beiden Linien, von denen die eine starr zum Becken, die andere starr zum Femur gelegen ist, könnte demnach ein für allemal der Ursprung (die Umbiegungsstelle) und der Ansatz des Muskels verschoben werden, ohne dass an der Richtung der drehenden Einwirkung für irgend eine Gelenkstellung etwas geändert wäre. Wählt man die Stellen, wo jene beiden Linien die Exkursionskugelfläche schneiden, projiziert man, um diese Punkte zu finden, den Ursprung (die Umbiegungsstelle) und den Ansatz des Muskels in der Richtung von Radien (Ursprungsradius und Ansatzradius) auf diese Exkursionskugelfläche, so entspricht die Ebene der kürzesten Verbindungslinie oder des grössten Kreises zwischen den beiden Punkten immer der Kraftebene.

Die ursprüngliche Muskelkraft, die gleich k ist, wirke im Abstand a vom Gelenkmittelpunkt; ihr Drehungsmoment sei $= ka$.

Eine Kraft K nun, welche irgendwo in diesem grössten Kreise und in der Richtung desselben (einer angelegten Tangente) auf das Mobile einwirkt, wird dem letzteren genau dieselbe Drehung erteilen, der Richtung nach, und auch die Grösse des Drehbestrebens wird dieselbe sein, sofern nur das Produkt aus der Kraft K, welche in der Exkursionskugelfläche im Abstand R vom Gelenkmittelpunkt wirkt, mal dem Radius R der Exkursionskugel, sofern also $KR = ka$ d. h. gleich dem Drehungsmoment der Muskelkraft k ist[1]).

3. Prinzip des Globus-Muskel-Phantoms.

Gelänge es, für irgend eine bestimmt charakterisierte Stellung des Femur, nicht bloss die Lage der Epikondylenquerlinie im Gradnetz einer soliden Exkursionskugel zu verzeichnen, sondern auch die Projektionspunkte sämtlicher Muskelursprünge und Muskelansätze (Radiärprojektion auf die Exkursionskugelfläche) und würde man nun die korrespondierenden Punkte durch gespannte Fäden verbinden, die sich in grössten Kreisen der Oberfläche des Globus anlegen, so würde ein Hilfsmittel dargestellt sein, welches in einfachster und klarster Weise die Richtung des Drehbestrebens der verschiedenen Muskeln zugleich veranschaulicht.

---

1) Die ursprüngliche Muskelkraft k kann unter diesen Bedingungen durch die Kraft K ersetzt werden. Man muss sich aber wohl hüten, die Kraft K, welche man die substituierte Muskelkraft nennen mag, als die Projektion von k auf die Exkursionskugelfläche zu bezeichnen. In der That, sobald man z. B. die Einheit einer tangential gerichteten Muskelkraft durch eine sehr kleine Längeneinheit darstellt, ist die Projektion der Kraftlinie k im Ansatzpunkt des Muskels am Femur auf die Exkursionskugelfläche $= k \cdot \frac{R}{a}$,

$$\text{die Kraft } K \text{ aber } = k\,\frac{a}{R}.$$

Die substituierte Muskelkraft ist also gleich dem Produkte aus der Projektion der Muskelkraft mal dem Faktor $\left(\frac{a}{R}\right)^2$.

Da die Gradeinteilung unserer Exkursionskugelfläche laut Voraussetzung immobil zum Becken gedacht ist, so bleibt jedenfalls die Lage der Projektionspunkte der Muskelursprünge im Gradnetz der Exkursionskugel für alle Stellungen dieselbe und braucht nur ein einzigesmal durch genaue Beobachtung festgestellt zu werden. Das Diagramm der Muskelursprungsprojektionen wäre demnach ein für allemal in das Gradnetz des Globusphantoms einzuzeichnen.

Was aber die Projektionspunkte der Muskelansatzstellen am Femur betrifft, so ändert sich zwar die Lage derselben zum Gradnetz der Exkursionskugel, die gegenseitige Lage dieser Punkte zu einander bleibt dagegen stets dieselbe. In der That sind die verschiedenen Radien, welche vom Mittelpunkt des Schenkelkopfes durch beliebige Punkte des Femur gehen, unter sich zu einem starren System verbunden, und jede solche Linie wird von der Exkursionskugelfläche stets an derselben Stelle, in derselben Entfernung vom Gelenkmittelpunkt geschnitten. Auch diese Schnittpunkte bilden demnach unter sich ein starres System von Punkten, dessen Konfiguration auch nur ein einzigesmal durch Beobachtung und Messung festgestellt zu werden braucht. Sämtliche Punkte liegen in einer Kugelschale vom Radius der Exkursionskugel. Der Gedanke lag nahe, eine solche Kugelschale für sich möglichst dünn zu modellieren und mit dem Diagramm der Projektionspunkte der Muskelansatzstellen am Femur zu versehen. Die beiden Epikondylenpunkte liegen von vorn herein in der Exkursionskugelfläche und bilden einen integrierenden Bestandteil jenes Diagramms. Diese Femurprojektion oder Femurplatte lässt sich nun am Globus hin- und herschieben. Bringt man die Epikondylenpunkte der Kugelschale an denjenigen Ort des Globus, der ihnen für eine bestimmte Stellung des Femur im Gelenk zukommt, so gelangen auch zugleich alle übrigen Projektionspunkte an die richtige Stelle des Gradnetzes.

Die grössten Kreislinien zwischen den zusammengehörigen Punkten der Femur- und der Beckenprojektion veranschaulichen nun die Richtung der Kraftebenen der verschiedenen Muskeln für die betreffende Stellung. Man kann diese grössten Kreislinien durch Fäden darstellen, welche jeweils am Projektionspunkte des Muskelansatzes mit der Femurplatte verknüpft sind, von da zum Projektionspunkte der Ursprungsstelle ziehen, und hier durch eine Öse gehen. Von der Öse sind die Fäden bis zu einem Gestell weiter geführt, an welchem sie sich über eine Rolle schlingen und durch ein Gewicht gespannt werden.

Derartig eingespannte Fäden müssen bei der Verschiebung der Femurplatte ihre Lage und Richtung auf der Exkursionskugel von selbst ändern, so dass sie fortfahren, die Richtung der Kraftebenen der korrespondierenden Muskeln zu bezeichnen.

Damit sind die Gesichtspunkte, die zur Konstruktion des Globusmuskelphantoms leiteten, auseinandergesetzt.

Aber nur der Versuch konnte zeigen, ob ein Phantom nach diesen Prinzipien wirklich herstellbar und ob es bequem zu benutzen sei.

Ein kleines Modell bestehend aus einem Globus mit Gradteilung und einer auf der Oberfläche des Globus herum zu führenden Femurplatte, welche ausser dem Kniegelenkende auch noch die Fortsetzung (Projektion) der Schenkelhalsachse und andeutungsweise die Projektion des ganzen Femurschaftes enthielt, ist von mir schon vor langer Zeit hergestellt worden.

Auf der Exkursionskugel war die Lage der Epikondylenlinie für die Extremstellungen des Femur und für die Mittelstellung eingezeichnet, ebenso für die Mittelstellung der Ort der Schenkelhalsachse. Dies ermöglichte nun, zu beurteilen, nach welcher Seite hin, und um wie viel die Schenkelhalsachse bei irgend einer Stellung des ganzen Gliedes von der Mittellage ab

gewichen resp. gegen den Pfannenrand geneigt war, ferner ob und wie viel der Schenkelhals gegenüber einer mittleren Stellung um seine Längsachse einwärts oder auswärts rotiert sei. Es schien mir dies wichtig und notwendig zu sein, mit Bezug auf die Verhältnisse der Gelenkkapsel. Die Erscheinungen am Gelenk selbst müssen am Hüftgelenk wie an den meisten andern Gelenken nach besonderen Normen analysiert, die Mittelstellung sowie die Hauptrichtungen und Hauptachsen der Bewegung müssen anders gewählt werden, als bei der Beurteilung der Stellung und Bewegung des ganzen Gliedes (Oberschenkels). Die Betrachtung geht am besten aus von jener Stellung am Gelenk, bei welcher die Schenkelhalsachse senkrecht auf der Ebene des

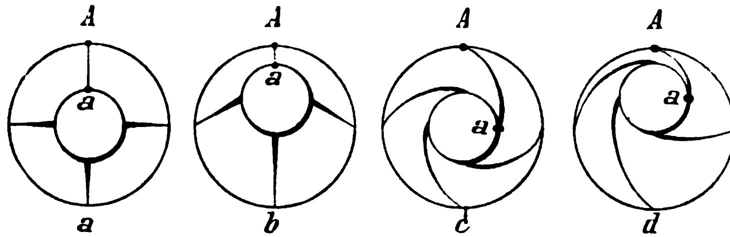


Fig. 1.

Pfannenrandes steht, die Kapsel weder in Längslinien gespannt, noch torquiert ist.

Fig. 1 *a* stellt in schematischer Weise diese Stellung dar; der kleine innere Kreis repräsentiert einen Querschnitt durch den Schenkelhals nahe dem Kapselansatz, der grosse äussere Kreis den Pfannenrand und Kapselursprung. *A* und *a* sind zwei in einer Längslinie der Kapsel sich gegenüberliegende Punkte von Kapselursprung und Kapselansatz. Fig. 1 *b* und 1 *d* zeigen den Schenkelhals nach einer Seite hin dem Pfannenrand genähert, Fig. 1 *c* und 1 *d* zeigen ihn längsrotiert.

Blosse Neigung des Schenkelhalses gegen den Pfannenrand (Fig. 1 *b*) führt zur völligen Erschlaffung der Kapsel an dieser Seite und zur stärkeren Spannung an der entgegengesetzten

Seite; Drehung des Schenkelhalses um seine Achse (Fig. 1 *c*) führt zur Torsion der Kapsel, zur Spiralstellung der Längslinien und zur Spannung der Kapsel in Linien, die noch etwas schräger liegen, als jene Längslinien. Endlich ist möglich eine Kombination von Neigung und Längsrotation des Schenkelhalses (Fig. 1 *d*). Die stärkste Anspannung der Kapsel erfolgt dabei an derjenigen Stelle, wo die spannenden Effekte der Seitenneigung und der Torsion sich summieren, etwas seitlich, in der Richtung der Drehung, von der Stelle, wo Pfannenrand und Kapselansatz am stärksten auseinander gerückt sind, in Linien, die noch etwas schräger verlaufen, als die ehemaligen Längslinien der Kapsel.

Für die anatomische Ausgangsstellung des Femur z. B. findet sich die Epikondylenlinie an der unteren Peripherie der Exkursionskugel (im O-Meridian), die Projektion der Schenkelhalsachse liegt um ca. 55° weiter gegen den äussern Pol der Exkursionskugel zu, und etwas nach hinten; gegenüber der Mittelstellung zeigt die Schenkelhalsachse eine Annäherung gegen einen unten und hinten gelegenen Teil des Pfannenrandes und eine Einwärtsrotation. Daraus ergiebt sich, nach obigen Regeln, dass die Kapsel am meisten gespannt sein muss in schrägen Zügen der vorderen Wand, welche dem Lig. Bertini entsprechen, Züge, welche auch in der Mittelstellung immer noch etwas schräg laufen. In ähnlicher Weise lässt sich die Anordnung und Inanspruchnahme der Kapsel beurteilen für Stellungen, welche bestimmten Luxationen vorauszugehen pflegen u. s. w.

An unserem Globus-Muskel-Phantom haben wir nun geradezu den Pfannenrand in das Diagramm der Beckenprojektion mit aufgenommen und ebenso andererseits einen Querschnitt des Schenkelhalses zunächst dem Kapselansatz mit den übrigen Femurpunkten projiziert. Die beiden Projektionen bilden geschlossene Linien, die sich nun fast genau so verhalten, wie

die zwei Kreislinien in unsern oben gezeichneten schematischen Figuren. Markiert man an denselben noch an ein oder zwei Orten die Stellen, welche sich bei der Mittelstellung des Gelenkes in Längslinien der Kapsel gegenüber stehen, so ist nichts einfacher als die Neigung und Rotation des Schenkelhalses zu beurteilen.

Ich brauche nach den bisherigen Erörterungen kaum noch besonders hervorzuheben, dass der Plan zu unserem Globus-Muskel-Phantom bei mir in allen wesentlichen Punkten feststand, als an die Ausführung geschritten wurde. Nichts destoweniger darf gesagt werden, dass die glückliche Durchführung des Unternehmens für das Hüftgelenk nur der Ausdauer, Gewissenhaftigkeit und Geschicklichkeit des Herrn cand. med. Gassmann zu verdanken ist. Zahlreiche kleine technische Schwierigkeiten waren zu überwinden. Speziell die Projektion der Becken- und Femurpunkte erforderte grosse Sorgfalt und erheblichen Zeitaufwand. Dafür ist nunmehr in den hergestellten Projektionskarten ein sehr schätzenswertes Vermessungsmaterial ein für allemal niedergelegt. Herr Gassmann wird im zweiten Teil dieser Abhandlung über die Herstellung des Skelettphantoms und des Globus-Muskelphantoms selber Bericht erstatten. Auch erscheint es nur angemessen, dass er das mit Hilfe des Muskelphantoms zu Tage geförderte Thatsachenmaterial, das sich auf die Wirkungsweise der Muskeln bezieht, selber einer kritischen Betrachtung unterwirft.

Mir dagegen bleiben noch einige Fragen mehr theoretischer Natur zu besprechen übrig, für deren Behandlung ich die volle Verantwortung tragen muss.

Es sollen noch einmal, trotz der damit verbundenen Wiederholung, die Gründe erörtert werden, welche für unsere Methode der Definition der Stellung sprechen. Dann aber ist genau zu zeigen und zu begründen, dass auch die instantanen Bewegungen

und die drehenden Einwirkungen der Muskelkräfte nach den Richtungen eines Gradnetzes der Exkursionskugelfläche bestimmt, ja dass sie nach derselben bequem und in korrekter Weise zerlegt werden können. Ferner aber muss der Entscheid darüber getroffen werden, wohin die Pole des Gradnetzes beim Schulter- und Hüftgelenk zu legen sind. Auch über gewisse Orts- und Richtungsbezeichnungen ist Verabredung notwendig. Endlich sollen noch einige entfernter liegende Verhältnisse, die bei der Muskelwirkung am Kugelgelenk in Frage kommen, gestreift werden.

1. Definition der Stellung.

Niemand kann bestreiten, dass für die Stellung des Oberschenkels oder Oberarms gegenüber dem Rumpf, des Humerus gegenüber dem Schulterblatt, des Femur gegenüber dem Becken in erster Linie charakteristisch ist die Stellung des Längsprofils oder der Längsachse. Erst in zweiter Linie bemerkt der Beobachter, dass bei annähernd übereinstimmender Lage jener Linien das Glied doch verschieden orientiert, und um seine Längsachse mehr nach der einen oder anderen Seite gedreht sein kann. Zur Charakterisierung der Stellung muss also neben der Stellung der Längsachse noch die Lage eines bestimmten ausserhalb derselben gelegenen Orientierungspunktes oder es muss die Richtung irgend einer bestimmten Querlinie des Gelenkes gegeben sein.

Da die Lage des Mittelpunktes des Humerus- oder Schenkelkopfes zum Schulterblatt resp. Becken bekannt ist, so reduziert sich das Problem auf die Aufgabe, die Lage des Endpunktes der Längsachse, des Kniepunktes am Femur, des Ellenbogenpunktes am Humerus in der Exkursionskugelfläche, die überhaupt von diesen Punkten bestrichen werden kann, festzustellen, ferner die Richtung einer durch den Knie- oder Ellbogenpunkt gehenden bestimmten Querlinie des Femur oder Humerus.

Welche Querlinie zu wählen ist, soll nachher untersucht werden. Es handelt sich um ganz dasselbe wie bei der Orts- und Richtungsbestimmung eines aufrecht stehenden Menschen auf der Erdoberfläche. Man bedient sich hierzu eines Gradnetzes. Zwei einander entgegengesetzte Punkte der Kugelfläche müssen als Pole ein für allemal angenommen sein, ein dritter Punkt bestimmt den O-Meridian. Danach richtet sich die ganze übrige Gradeinteilung.

Es wird niemals gelingen, eine bessere Einteilung der Kugeloberfläche zu erfinden, als sie durch Meridiane und Parallelkreise gegeben ist; nur dieses System liefert für jede Stelle der Kugeloberfläche rechtwinkelige Felder und für jeden Punkt zwei senkrecht zu einander stehende Hauptrichtungen, nach welchen die Richtung irgend einer durch diesen Punkt gehenden Geraden der Kugeloberfläche bestimmt und eine Bewegung korrekt zerlegt werden kann.

Und nun tritt die Frage an uns heran, welche Punkte der Exkursionskugelfläche wir als Pole nehmen wollen und durch welchen dritten Punkt der O-Meridian gehen soll.

Hierfür scheint mir Folgendes entscheidend zu sein:

1. Die durch das Gradnetz für jede Stelle der Kugeloberfläche gegebenen rechtwinkelig sich kreuzenden Linien ändern ihre Richtung von Stelle zu Stelle rascher in der Nähe der Pole, langsamer in der Gegend des Äquators. Das erstere ist entschieden für die Bestimmung und Vergleichung von Richtungen der Kugeloberfläche ein ungünstigeres Verhältnis. Aus diesem Grunde empfiehlt es sich, die Pole so zu wählen, dass sie ausserhalb des Verkehrsgebietes des Ellbogen- und Knieendes zu liegen kommen.

2. Daneben gilt, was schon früher gesagt wurde (S. 396). Man wird der besseren Orientierung wegen die Polachse für die aufrechte Körperhaltung entweder vertikal oder horizontal wählen

und so, dass ihre Richtung möglichst leicht aus der Lage des Beckens oder der Skapula abzuleiten ist.

Berücksichtigen wir diese Normen, so ist am Hüftgelenk ein vorderer Pol und ein unterer Pol ausgeschlossen, dagegen liegen zwei seitliche Pole, ein innerer und ein äusserer ziemlich gleich weit ausserhalb des Verkehrsgebietes des Knies. Es bleibt kaum eine andere Wahl, als dass man die Polachse mit der Verbindungslinie beider Hüftgelenke zusammenfallen lässt.

Am Schultergelenk ist nicht bloss ein unterer und ein vorderer, sondern auch ein äusserer Pol ausgeschlossen. Dagegen kann man die Polachse horizontal, und senkrecht zur Ebene des Schulterblattes nehmen; der eine Pol läge dann vorn innen, der andere hinten aussen. Beide liegen sie dann ziemlich gleich gut ausserhalb des Verkehrsgebietes des Ellbogenendes. Man wird mit Vorteil den einen Pol als den dorsalen, den anderen als den ventralen bezeichnen.

Der O-Meridian kann in beiden Gelenken, der anatomischen Grundstellung des Femur und Humerus entsprechend, durch den untersten Punkt der Exkursionskugel bei aufrechter Haltung des Körpers gehen oder genauer ausgedrückt, die Ebene des O-Meridians liegt im Hüftgelenk parallel der Ebene durch die vorderen oberen Darmbeinstacheln und die Tubercula pubica, oder senkrecht zu einer Ebene, welche die vorderen und hinteren Enden der Darmbeinkämme trifft (s. o.). Am Schultergelenk aber liegt die Ebene des O-Meridians parallel zur Basis Scapulae.

Die Parallelkreise numeriert man vom Äquator aus nach beiden Seiten. Am Schultergelenk kann man einerseits vordere oder ventrale, andererseits hintere oder dorsale Parallelkreise unterscheiden, am Hüftgelenk in noch korrekterer Weise innere und äussere Parallelkreise.

Die Meridiane zählt man vom O-Meridian aus nach beiden

Seiten und unterscheidet am Schultergelenk wohl am besten äussere und innere, am Hüftgelenk aber vordere und hintere.

Neue Ausdrücke werden hinzukommen, wenn über die Bezeichnung der Hauptrichtungen der Bewegung Bestimmtes vereinbart ist; dieselben sind aber, wie man sieht, durchaus nicht unentbehrlich um die Stellung der Längslinie zu charakterisieren.

Es sollte nun aber auch möglich sein, die Stellung der Orientierungsquerlinie am Knie- und Ellbogenende gegenüber dem Meridian und Parallelkreis des Knie- und Ellbogenpunktes zu charakterisieren ohne den Begriff einer Bewegung einzuführen. Es empfiehlt sich zu diesem Behufe, die Querlinie so zu wählen, dass sie bei einer mittleren Längsrotationsstellung nach einem der beiden Pole hinzeigt, ähnlich wie die Magnetnadel der Boussole nach dem Nordpol. Dann würde die Stellung dieser Linie charakterisiert sein durch den Winkel, um welchen sie gegenüber dem Meridian nach der einen oder anderen Seite abgelenkt erscheint. Ablenkung im Sinne einer Auswärtsdrehung würde als auswärts-rotatorische Deklination, die entgegengesetzte als einwärts-rotatorische Deklination unterschieden werden können, oder beides ausdrücklich als Auswärts- und Einwärtsrotation gegenüber dem Meridian.

Am Hüftgelenke eignet sich in dieser Hinsicht die Epikondylenquerlinie am besten. Sie zeigt bei mittlerer Rotationsstellung fast überall mit dem Epicondylus internus gegen den inneren Pol der Exkursionskugel.

Am Schultergelenk aber empfiehlt es sich, den im Ellbogengelenk rechtwinkelig gebeugten Vorderarm zu wählen, der bei mittleren Rotationsstellungen gegen den inneren vorderen, den ventralen Pol zeigt.

Zur noch grösseren Vereinfachung schlage ich vor, den Winkel, welchen der Meridian des Knie- oder Ellbogenpunktes

mit dem O-Meridian bildet (die Meridiannummer) mit M, die Winkeldistanz zwischen Parallelkreis und Äquator (die Nummer des Parallelkreises) mit P und den Winkel, welchen der innere Schenkel der Querlinie im Knie- oder Ellbogenpunkt mit dessen Meridian bildet (den Deklinationswinkel) mit D zu bezeichnen. Mit positivem Vorzeichen sind zu versehen die vorderen Meridianstellungen und die inneren (ventralen) Parallelkreisstellungen, sowie die Deklinationen, welche einer Auswärtsrotation entsprechen, — mit andern Worten alle Stellungen, welche von der Grundstellung aus dadurch entstanden sind, dass die vordere Seite des Mobile der hinteren, oder die innere der äusseren, oder die vordere der inneren vorausgegangen ist. Mit der Angabe M 35, P—20, D 15 wäre dann beispielsweise eine bestimmte Stellung des Humerus oder Femur vollständig charakterisiert.

2. Bestimmung und Zerlegung der Bewegung und der drehenden Einwirkungen.

Man wird unsere Normen zur Bestimmung der Stellung mit Hilfe des Gradnetzes der Exkursionskugel um so eher acceptieren, wenn sich erweisen lässt, dass die Bewegungen und bewegenden Einwirkungen sich bequem und korrekt nach den Richtungen des Gradnetzes bestimmen und zerlegen lassen.

Wie bei der Stellung, so fällt natürlich auch bei jeder Stellungsänderung oder Bewegung länglicher Glieder vor allem in's Auge die Lageveränderung der Längsprofile und der Längsachse und erst in zweiter Linie die Drehung um die Längsachse. Daraus folgt die Notwendigkeit, jede instantane Bewegung des Oberschenkels oder Oberarmes, welche natürlich eine Drehbewegung um irgend eine Gelenkachse ist, zu zerlegen in die Drehbewegung um die Längsachse (Längsrotation) und in die Bewegung des Gliedes mit der Längsachse ohne Längsrotation. Letzteres ist in Wirklichkeit eine Drehung um eine quer zur

Längslinie stehende Gelenkachse. Kniepunkt und Ellbogenpunkt beschreiben dabei einen grössten Kreis; die Querlinie der betreffenden Gelenkenden ändert bei Ausschluss der Längsrotation ihre Stellung zu diesem grössten Kreise nicht. Die Längsrotation wird daher gerade durch die Winkeländerung zwischen dem grössten Kreise und jener Querlinie gemessen.

Für eine instantane Bewegung, mit welcher eine bestimmte Stellung durchschritten oder verlassen wird, ist demnach charakteristisch 1. Richtung und Geschwindigkeit der Bewegung des Knie- oder Ellbogenpunktes (in einem grössten Kreis) und 2. Sinn- und Winkelgeschwindigkeit der Stellungsänderung der Querlinie zu diesem grössten Kreis.

Um eine umfangreichere Bewegung zu charakterisieren, bei der vielleicht von Moment zu Moment die Richtung der Drehungsachse wechselt (dann immer zugleich zu beiden im Gelenk verbundenen Teilen, Poinsot) müssen die verschiedenen durchlaufenen Stellungen und die ihnen entsprechenden Bewegungen der Reihe nach charakterisiert werden.

Ich habe früher für die Bewegung des Gliedes um eine Querachse den Ausdruck Radialbewegung gebraucht. Man könnte aber wohl auch die Bezeichnung „Winkelbewegung" wählen. Man kann ihre Richtung charakterisieren, indem man angiebt, welche Seite des Knie- oder Ellbogenendes vorausgeht (Prinzip von H. v. Meyer). Dabei muss aber nicht bloss die Ausgangs- oder Durchgangsstellung der Längslinie bekannt sein, sondern auch diejenige der Querlinie.

Wo man die betreffende Stellung vor Augen hat, resp. am Skelettphantom vordemonstrieren kann, ist ein solches Verfahren einfach und bequem, aber auch nur in diesem Fall.

Für die Registrierung und kartographische Wiedergabe muss man zum Gradnetz der Exkursionskugel seine Zuflucht nehmen

und die Winkelbewegung nach den Meridianen und Parallelkreisen desselben zu bestimmen und zu zerlegen suchen.

Bezeichnet in Fig. 2 o den Durchgangspunkt der Längslinie, mm den Meridian, pp den Parallelkreis und v die instantane Bewegung des Knie- oder Ellbogenpunktes nach Grösse und Richtung, α den Winkel, den das Trajektorium des Knie- oder Ellbogenpunktes mit dem Meridian bildet, so ist $v . \cos \alpha$ die Bewegungskomponente in der Richtung des Meridians und $v \sin \alpha$ die Komponente in der Richtung des Parallelkreises.

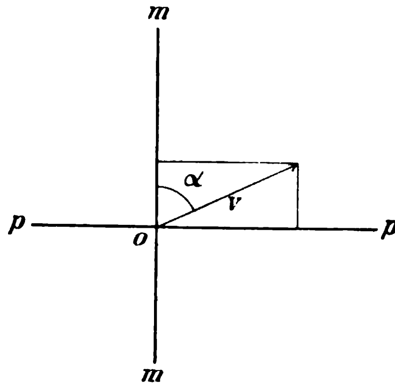


Fig. 2.

Diese Zerlegung kann nun wirklich eine korrekte Zerlegung der ganzen Winkelbewegung sein, aber nur wenn die Bedingung gestellt wird, dass bei den Bewegungen des Knie- oder Ellbogenpunktes in der Richtung des Meridianes und in derjenigen entlang dem Parallelkreis jede Längsrotation ausgeschlossen ist, so dass jede dieser Bewegungen einer Winkel- oder Radialbewegung, d. h. einer Drehbewegung um eine quere Achse parallel einem grössten Kreis entspricht.

Es darf sich also bei der Teilbewegung entlang dem Parallelkreis nicht um eine Drehbewegung des Ganzen parallel der Ebene des Parallelkreises oder um eine Drehung um die Polachse handeln, sondern nur um eine Bewegung parallel dem grössten Kreis, welcher den Parallelkreis im Punkte o tangiert. Ferner ist auch die Winkelgeschwindigkeit dieser Drehung nicht gegeben durch das Verhältnis von $v \sin \alpha$ zum Umfang des Parallelkreises, sondern zum Umfang des grössten Kreises der Exkursionskugel, dessen

Radius $= R$. $w = v \,.\, \sin \alpha \,.\, \frac{360^0}{2 R \pi}$ für die Bewegung des Knie- oder Ellbogenpunktes entlang dem Parallelkreis, welche einer Drehung um die Polachse entspricht; für die Drehung parallel dem Meridian aber ist $w = v \,.\, \cos \alpha \,.\, \frac{360^0}{2 R \pi}$.

In Fig. 3 ist mit ***mom*** die Ebene des Meridianes für den Punkt *o* dargestellt, mit ***pp*** die Ebene des Parallelkreises, mit

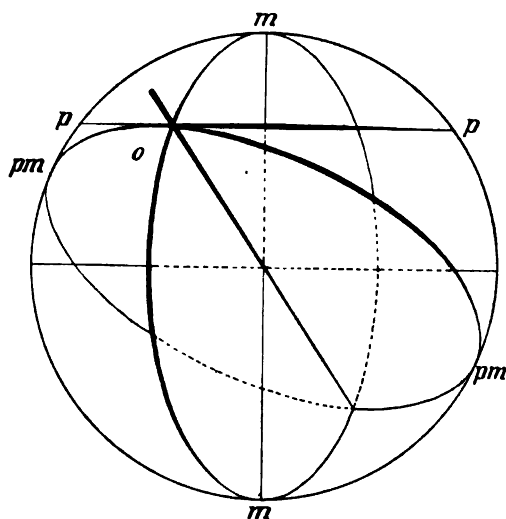


Fig. 3.

pm, o, pm aber die Ebene des grössten Kreises, der den Parallelkreis im Punkte *o* tangiert; diesem entlang findet die Winkelbewegung statt, welche die Bewegung des Knie- oder Ellbogenpunktes in der Richtung des Parallelkreises hervorruft.

Nicht anders verfahren wir thatsächlich, wenn wir die Bewegung eines Menschen auf der Erdoberfläche korrekt und rechtwinkelig nach den Richtungen Süd-Nord und Ost-West und in die Drehung um seine Längsachse zerlegen wollen. Auch hier handelt es sich bei Ausschluss der Längsrotation um eine Be-

wegung in grössten Kreisen, und würde die anfänglich genau dem Parallelkreis entlang ostwärts oder westwärts gerichtete Bewegung fortgesetzt, ohne Drehung nach rechts oder links, so würde die betreffende Person in einem grössten Kreise um die Erde herum kommen und nicht im Parallelkreis. Auch hier bleibt wie beim Kugelgelenk die Längsachse des Mobile gegen den Mittelpunkt der Kugel gerichtet.

Ausdrücke für die Hauptrichtungen der Bewegung.

Solche Ausdrücke sind ein notwendiges Übel. Sich über dieselben zu einigen, eine üble Notwendigkeit. Die gebräuchlichen Bezeichnungen sind thatsächlich in sehr verschiedenem Sinne angewendet worden. Eine neue, scharfe Definition muss gegen die eine oder andere Gebrauchsweise verstossen. Neue, leicht verständliche Ausdrücke aber sind schwer zu finden.

Meine Vorschläge sind folgende:

a) Bewegung nach den Polen. Unter Ab- und Adduktion soll verstanden sein am Hüftgelenk die Bewegung im Meridian, gegen den äussern oder innern Pol der Exkursionskugel hin, und zwar an und für sich mit Ausschluss von Längsrotation; es handelt sich also um eine Drehung um eine Achse, die jeweilen zum Meridian des Kniepunktes senkrecht steht und in einer Sagittalebene liegt. Diese Ausdrücke können auch für eine umfänglichere Verschiebung, zur Charakterisierung der Stellungsänderung benutzt werden. — Auch der Sinn der Ausdrücke Abduktions- und Adduktionsstellung kann nicht missverstanden werden. Alle inneren Parallelkreise sind Adduktionskreise u. s. w.

Für das Schultergelenk, wo wir uns von den bis jetzt gebräuchlichen Normen weiter entfernen müssen, möchte ich für die Bewegung gegen die beiden Pole (die innen vorn und aussen hinten liegen) die Bezeichnung Ventral- und Dorsalbewegung vorschlagen; ferner die Ausdrücke Ventral- und Dorsal-

stellung. Die Ebene des Schulterblattes giebt als Äqutatorialebene den Entscheid.

b) Bewegung in Parallelkreisen. Hier müssen zwei verschiedene Dinge auseinandergehalten werden. Einmal kommt in Betracht die instantane Bewegung, als Komponente einer Drehbewegung ohne Längerotation, zu welcher die Drehung parallel dem Meridian die zweite Komponente ist. Dann aber fordert das praktische Bedürfnis auch Ausdrücke zur Bezeichnung einer Drehung des ganzen Mobile parallel dem Parallelkreis um die Polachse. Für beides sind von verschiedenen Autoren fürs Hüftgelenk die Ausdrücke Flexion-Extension gebraucht worden. Ich möchte auseinanderhalten die erstgenannte Art der Bewegung als „Flexion und Extension im grössten Kreis oder reine Flexions-Extensionsbewegung“, von der zweiten Art als der Cirkumplarflexion- und Extension. Bei letzterer kombiniert sich jeden Augenblick mit einer reinen Flexions- oder Extensionsbewegung um eine Querachse des Femur in ganz bestimmtem Verhältnis, welches von der Nummer des Parallelkreises abhängt, eine Drehung um die Längsachse.

Der Einfachheit halber schlage ich vor, dass man die gleichen Ausdrücke auch beim Schultergelenk anwendet, um die Bewegung in Parallelkreisen zu bezeichnen. Auch hier muss natürlich die reine Flexion-Extension von der Cirkumpolar-Flexion-Extension unterschieden werden. Man wird aber im Auge behalten haben, dass am Schultergelenk unsere Polachse nicht quer steht und die Parallelkreise nicht sagittal, sondern dass die Polachse zur Ebene des Schulterblattes senkrecht steht und unsere Parallelkreise zu derselben parallel sind.

Ich glaube wirklich, dass auf einem Gebiete, wo bis jetzt so viel Verwirrung geherrscht hat, unsere Vorschläge Ordnung schaffen. Wenn man sich von der innern Konsequenz und Korrektheit unseres Systems überzeugt hat, wird man sich wohl auch mit unseren Bezeichnungen befreunden können.

c) Längsrotation. Die Ausdrücke Einwärts- und Auswärtsrotation müssen natürlich beibehalten werden. Sie sind an sich als Ausdrücke zur Bezeichnung einer Drehung um die Längsachse unzweideutig.

Bei der Beurteilung der Längsrotation aber, welche bei der Überführung aus einer Stellung in die andere stattgefunden hat, ist auch wieder zweierlei zu unterscheiden:

Erstens die wirkliche Drehung um die Längsachse und zweitens die Änderung der Stellung der Querlinie im Knie- und Ellbogenende gegenüber dem Meridian, resp. dem Pol.

Letztere würde wohl besser als scheinbare Längsrotation (scheinbare Ein- oder Auswärtsrotation) oder als Längsrotation gegenüber dem Meridian oder als Deklination bezeichnet werden.

Macht man bei der Flexion und Extension sowie bei der Längsrotation die von mir gewünschte Unterscheidung, so wird es ganz wohl gestattet sein, eine Stellungsänderung dadurch mit Worten zu charakterisieren, dass man angiebt, um wie viel Grade der Oberschenkel oder Oberarm von der Grundstellung aus gegen den einen oder anderen Pol bewegt (ab- oder adduziert, resp. dorsal- oder ventralwärts geführt) worden ist, um wie viel er um die Polachse gedreht (cirkumpolar flektiert oder extendiert) wurde, und wie viel die Längsrotation gegenüber dem Meridian (scheinbare Längsrotation, Deklination) beträgt. Es entspricht dies der von A. Fick vorgeschlagenen Methode zur Bestimmung der Stellungsänderung. Thatsächlich resultiert immer dieselbe Stellungsänderung, in welcher Reihenfolge auch die drei Drehungen mögen vorgenommen worden sein, ja selbst wenn jede der drei Bewegungen nicht in einem Zuge, sondern im Wechsel mit andern Bewegungen stückweise ausgeführt worden ist. Es handelt sich dabei allerdings nicht um eine Zerlegung der resultierenden Drehung in drei Drehbewegungen, um drei senkrecht zu einander stehende Achsen. Die Polachse

steht ja zur Längsachse in der Regel schräg. Die Zerlegung der Bewegung ist aber trotzdem korrekt, kein Teil ist zweimal gerechnet, keiner vergessen. Denn was von Längsrotation bei der Cirkumpolarbewegung mit unterläuft, kommt bei der scheinbaren Rotation nicht zur Geltung und umgekehrt. Eine Zerlegung von Kraftwirkungen aber nach drei solchen nicht senkrecht zu einanderstehenden Achsen würde praktisch kaum zweckmässig und durchführbar sein.

3. Beurteilung und Zerlegung der Krafteinwirkung.

Die drehende Einwirkung eines Muskels am Kugelgelenk ist der Richtung nach bestimmt durch die Kraftebene resp. durch den grössten Kreis, welchen die Projektion der Muskelzugrichtung auf der Exkursionskugelfläche bildet. Sie wird durch unser Globus-Muskelphantom für jede beliebige Stellung ohne weiteres anschaulich gemacht. Das Globus-Muskelphantom entspricht der Voraussetzung, dass die Muskelkräfte durch Kräfte ersetzt sind, welche in derselben Kraftebene aber in der Kugeloberfläche wirken und dasselbe Kraftmoment haben. Da alle diese substituierten Kräfte am gleichen Hebelarm R wirken, so müssen ihre Grössen proportional den Drehungsmomenten sein und als Mass für die letzteren gelten.

Man kann diese Grössen, wenn sie bekannt sind, durch das absolute Mass eines Bogenstückes jener grössten Kreislinien ausdrücken und besonders bequem auf der Oberflächenkarte eines wirklichen Globus einregistrieren. Für eine Mehrzahl von Muskeleinwirkungen die auf diese Weise in die Exkursionskugelfläche nach Grösse und Richtung einregistriert worden sind, lässt sich auf sehr einfache Weise durch Konstruktion die Resultierende finden. Man kann nämlich den Angriffspunkt einer Kraft, die in der Richtung eines grössten Kreises der Exkursionskugel auf das

Mobile wirkt, vorausgesetzt, dass sie stets in der Richtung einer Tangente und im gleichen Sinne einwirkt, in der Richtung dieses grössten Kreises verschieben, ohne dass an der drehenden Wirkung etwas geändert wird. Der neue Angriffspunkt ist natürlich stets mit dem Mobile starr verbunden gedacht. Infolge davon lassen sich die Kräfte in der Exkursionskugelfläche jeweilen zu zweien in den zugehörigen grössten Kreislinien verschieben bis zum gemeinsamen Schnittpunkt, und dort nach dem Parallelogramm der Kräfte durch eine einzige Kraft ersetzen. Und diese Prozedur lässt sich fortführen, bis nur mehr eine einzige resultierende Drehkraft in Betracht kommt.

Dass aber die Drehungsmomente bekannt sein müssen, damit überhaupt an die Untersuchung der gemeinsamen Wirkung mehrerer Kräfte gegangen werden kann, ist selbstverständlich.

Das soeben erörterte Verfahren, die resultierende Einwirkung einer Mehrzahl verschiedener Muskelkräfte auf konstruktivem Wege zu finden, ist wohl wegen seiner Einfachheit und Anschaulichkeit jedem andern Verfahren vorzuziehen, ist aber nicht das einzige Hilfsmittel. Gelingt es, die drehende Wirkung jedes einzelnen Muskels auf das Mobile zu zerlegen, in eine Drehwirkung um die Längsachse und in zwei Drehungseinwirkungen, die durch den Meridian und Parallelkreis der Längslinie hinsichtlich ihrer Richtung und Achse bestimmt sind, so lassen sich die drei Arten von Komponenten für sämtliche Muskelwirkungen kategorienweise summieren. Man erhält drei resultierende Drehungeinwirkungen um rechtwinkelig zu einander gestellte Drehungsachsen, wovon eine längs, zwei quer verlaufen. Auch wenn auf konstruktivem Wege die einfache resultierende Drehkraft auf der Kugeloberfläche gefunden worden ist, wird man genötigt sein, zum Schluss eine Zerlegung vorzunehmen und festzustellen, wie gross die rotierende Wirkung um die Längsachse des Gliedes und welcher Art die Einwirkung auf die

Bewegung der Längslinie desselben ist. Solches ist zum mindesten notwendig, sobald man die resultierende Wirkung der Muskeln mit Worten und Zahlen charakterisieren oder mit irgend einer andern Krafteinwirkung vergleichen will.

Wir werden demnach unter allen Umständen vor die Aufgabe gestellt, die bewegende Wirkung einer Kraft, welche durch eine grösste Kreislinie der Exkursionskugel nach Grösse und Richtung charakterisiert ist, genau so zu zerlegen, wie wir eine instantane Bewegung des Mobile zerlegen, ganz gleichgültig, ob jene Kraft eine Resultierende für eine Mehrzahl von Muskelkräften ist, oder der Einwirkung eines einzelnen Muskels entspricht. Ja auch jede äussere Krafteinwirkung anderer Art muss nach demselben Prinzip zerlegt werden können. Ganz besonders häufig wird man in den Fall kommen, die drehende Einwirkung der Schwere zu beurteilen. Aber auch die Einwirkung äusserer Widerstände, oder diejenige von Drehungswiderständen im Gelenk kann in Betracht kommen.

Dabei ist zu beachten, dass die Ebene jener Krafteinwirkung jede beliebige Richtung (als grösste Kreisebene) zur Längslinie des Mobile haben kann.

Nur solche Kräfte, deren Kraftebenen durch die Längslinie gehen, haben keine längsrotierende Einwirkung und nur diejenigen, welche zur Längslinie (im Gelenkmittelpunkt) senkrecht stehen, haben keine Wirkung auf die Verschiebung des ganzen Gliedes mit der Längslinie. Alle übrigen, die schief zur Längslinie stehen, wirken zugleich in der einen und in der andern Weise.

Die Aufgabe ist für den letztgenannten allgemeineren Fall zu lösen.

Es ist dies bereits geschehen in meinem oben citierten Auf-

satz „Zur prinzipiellen Einigung u. s. w.“ (pag. 225), und sodann in meinem Buche „Über den Flug der Vögel“ (pag. 121 u. ff.) Hier soll besonders gezeigt werden, wie das Globus-Muskelphantom zur Lösung der Aufgabe benutzt werden kann.

Die Kraftebene schneidet die Exkursionskugelfläche in einem grössten Kreis; die für die Muskelwirkung substituierte Kraft *k* wirkt als Tangente an demselben, ihr Angriffspunkt kann an einen beliebigen Punkt des Kreises hin verlegt werden. Die

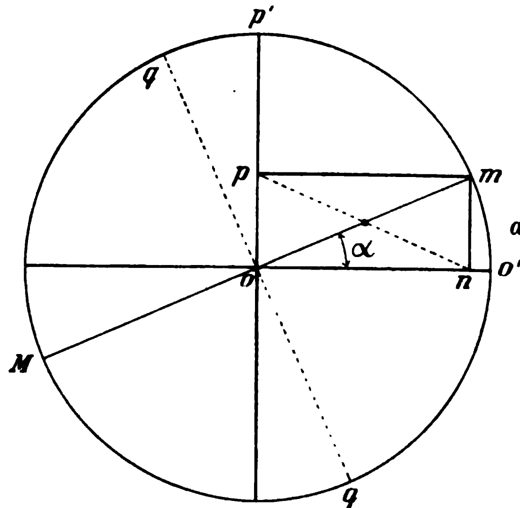


Fig. 4.

Kreislinie ist ein Stück weit durch einen gespannten Faden markiert. Man kann nun sehr leicht diese Kreislinie vervollständigen und die Stelle aufsuchen, welche dem Kniepunkte der Längslinie zunächst liegt, sodass eine kürzeste Linie, welche diese Stelle mit dem Kniepunkte verbindet, auf jener Kreislinie als Stück eines zweiten grössten Kreises senkrecht steht. In obenstehender Fig. 4 sei *Mom* die Kraftebene, zu einer Linie verkürzt, *oo'* sei die Längslinie des Femur oder Humerus, *m* diejenige

Stelle der Schnittlinie der Kraftebene mit der Exkursionskugelfläche, welche vom Knie- oder Ellbogenpunkt o' den geringsten Abstand hat; der Bogenwert mo' absolut gemessen, sei $= a$, in Winkelmass $= \alpha$. Die Kraft k, in einer Tangente des grössten Kreises *Mom* wirkend, entspreche der Einwirkung der substituierten Muskelkraft. Man kann nun diese Kraft in m angreifen lassen; sie steht daselbst senkrecht zur Bildfläche, welche durch die Punkte o, o' und m geht, sie wirkt drehend um die Achse qq, welche in die Bildfläche fällt. Man konstruiere ferner das Rechteck $mnop$. Es kann nun offenbar die Kraft k in m ersetzt werden durch eine Kraft $2k$ in der Mitte zwischen o und m, oder durch je eine Kraft k in p und in n, ohne dass irgend etwas geändert, wird; auch die Widerstandskräfte im Gelenk genügen nach wie vor, um im Verein mit den ausserhalb des Gelenkes wirkenden Kräften eine Drehbewegung um die Gelenkachse qq (vom Moment kR) hervorzurufen.

Und nun wird sich zeigen lassen, dass man die Wirkung der Kräfte im Gelenk in zwei Teile zerlegen kann, von denen der eine gerade genügt, um mit k in p eine Drehung um eine Gelenkachse hervorzubringen, der andere, um dasselbe zusammen mit der Kraft k in n zu bewerkstelligen. Jene erste Drehung kann natürlich nur um die Achse oo' geschehen und mit einem Moment $= k \,.\, \overline{op}$, jene zweite Drehung nur um die Gelenkachse $\overline{op}$ und mit dem Moment $k \,.\, \overline{on}$. Und das alles gleichgültig wo der Schwerpunkt des Gliedes liegt, ob in oo' oder ausserhalb. Demnach wäre die Wirkung der Kraft k in irgend einer Tangente des grössten Kreises der Kraftebene zerlegt in eine Komponente, welche das Glied um seine Längslinie rotiert mit dem Moment $k \,.\, \overline{op}$ oder $k\ \overline{mn}$; und in einer Kraft, welche das Glied dreht um eine Querachse, parallel einem grössten Kreis, welcher durch die Längslinie geht und auf mo' senkrecht steht. Letztere Wirkung kann repräsentiert werden durch eine Kraft k' in o' d. h. durch eine Kraft, die am Kniepunkt oder Ellbogenpunkt

selbst, in der Exkursionskugelfläche, auf die Längslinie wirkt, eine Kraft, die parallel ist zu k in m, und deren Moment $k^1 . R = k\,\overline{on}$.

Da nun $\overline{on} = R . \cos . \alpha$ so ist jene Kraft

$$k' = k \cos \alpha.$$

Die längsrotierende Wirkung $= k . \overline{mn}$. oder $= k . R \sin \alpha$. Ersetzt man k in p durch eine Kraft k'' in p', die am Hebelarm R der Exkursionskugel wirkt, so muss $k'' . R = k . R . \sin \alpha$

oder $k'' = k \sin \alpha$ sein.

Die Grössen k' und k'' lassen sich auf konstruktivem Wege sehr leicht finden, wenn der Winkel α bekannt ist. Diesen aber kann man aus der kürzesten Distanz zwischen Kniepunkt resp. Ellbogenpunkt und grösster Kreislinie der Kraftebene (Punkt m) leicht berechnen. Noch einfacher ist es, die Winkeldistanz mit Hilfe eines Bandmasses, dessen Längeneinheit der absoluten Länge eines Meridiangrades entspricht, direkt zu messen.

Nichts ist leichter, als an unserem Globusmuskelphantom die zu der erörterten Zerlegung notwendigen Punkte und Linien festzustellen. Fig. 5 illustriert den Muskelglobus mit der Femurplatte und den gespannten Muskelfäden (Mittelstellung des Gelenkes). Die Richtung eines Muskelfadens lässt sich sehr leicht durch Anlegen eines Bandstreifens oder eines starren grössten Kreisbogens verlängern. Ein zweites starres Bogenstück eines grössten Kreises, das senkrecht zum ersteren steht und an ihm verschieblich ist, wird mit ihm so lang verschoben, bis es den Kniepunkt trifft. Dadurch ist der Punkt m bestimmt; der Schiebbogen kann mit der Gradteilung versehen sein, zum Ablesen des Winkels α.

Man kann sich auch in einfacherer Weise helfen, indem man die Verlängerung des Muskelfadens markiert und nun ein Band senkrecht dazu über den Kniepunkt legt.

Hat das mit Teilstrichen versehene Band eine gewisse Breite, und legt man es in richtiger Weise an, so dass es über die Punkte *m* und *o'* im grössten Kreis weggeht, so muss ein Teilstrich desselben mit der grössten Kreislinie der Kraftebene im Punkte *m* zusammenfallen, und irgend ein anderer, der über den Punkt *o'* weggeht, liegt dann zu jenem ersten genau parallel.

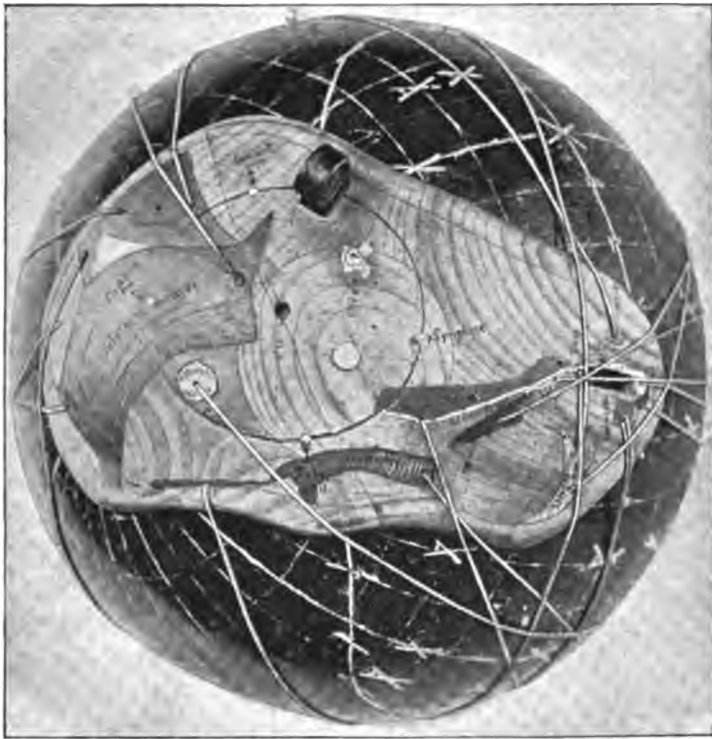


Fig. 5.

Er giebt also die Richtung der Einwirkung auf die Längslinie an (S. Fig. 5 und Tafel XXII—XXIV).

Diese Einwirkung kann nun wieder, wenn es gewünscht wird, nach der Richtung des Meridians und des Parallelkreises des Punktes *o'* zerlegt werden.

Ist die gemeinsame Wirkung einer Mehrzahl von Muskelkräften (die natürlich auch der Grösse des Drehungsmomentes nach bekannt sein müssen) zu suchen, so wird man sämtliche Komponenten k' in o' ermitteln, sie auf der Exkursionskugel oder einem adäquaten Kartenbild, das nur die Stelle des Kniepunktes zu umfassen braucht, der Grösse und Richtung nach darstellen und nun durch Konstruktion oder durch Rechnung die Resultierende oder ihre beiden Komponenten finden.

Was aber die längsrotierenden Einwirkungen betrifft, so weist die oben durchgeführte Art der Zerlegung darauf hin, dass man alle Kräfte k in p durch Kräfte k'' ($= k \sin \alpha$) ersetzen kann, die in der Peripherie eines grössten Kreises, der zur Längsachse senkrecht steht, angreifen. Man kann sie hier auf einen einzigen Punkt, an das Ende eines beliebigen zur Längsachse senkrecht stehenden Radius verlegen. Auch hier lässt sich die Resultierende leicht finden. (S. Taf. XXV—XXVIII.)

Es ist das eine überraschend einfache Lösung, die sich zur graphischen Darstellung sehr gut eignet.

Vergleichen wir das Globusmuskelphantom hinsichtlich seiner Brauchbarkeit mit einem Bänderpräparat oder Skelettphantom, an welchem die Muskelzugrichtungen durch Fäden dargestellt sind, so zeigt sich, wie schon oben angedeutet wurde, die Überlegenheit des erstgenannten Hilfsmittels ganz besonders darin, dass die Drehungsebene jedes Muskels ohne weiteres durch die Linie der Muskelprojektion anschaulich gemacht ist; sie kann ohne weiteres graphisch registriert, aber auch leicht mit Worten definiert werden, letzteres z. B. durch Angabe zweier Punkte des Gradnetzes, welche vom Muskelfaden getroffen sind. Ein Bänderpräparat oder Skelettphantom an dem die Muskeln durch Fäden dargestellt sind, die am Ursprung durch Ösen und weiter-

hin über Rollen laufen, leistet freilich vorzügliche Dienste, wenn es gilt, eine genaue Zerlegung der drehenden Einwirkung einer Muskelkraft nach drei senkrecht zu einander stehenden Hauptebenen oder um drei Hauptachsen auszuführen. Führt man von einer bestimmten Ausgangsstellung aus um die drei Hauptachsen nach einander sehr kleine Winkelbewegungen von genau demselben Betrag aus, so verhalten sich die drei Verschiebungen, welche an dem spannenden Gewicht des Muskelfadens beobachtet werden, wie die Drehungsmomente, welche die Muskelkraft gegenüber den drei Gelenkachsen entwickelt, ja unter der Voraussetzung, dass in der Richtung der Muskelfäden die gleiche Kraft wirkt oder für die Einheit der Kraft des Muskelzuges sind überhaupt an sämtlichen Muskeln die Verkürzungen oder Verlängerungen, welche bei gleich grossen Drehungen um die verschiedenen Achsen zu stande kommen, unter einander vergleichbar und den Drehungsmomenten der verschiedenen Muskeln gegenüber diesen Achsen proportional.

Das Globusmuskelphantom erlaubt nicht, die Wirkung sämtlicher Muskeln um die drei Achsen, unter der Voraussetzung, dass die Muskelkraft überall gleich gross resp. = 1 ist, zu vergleichen, wohl aber gestattet es den Vergleich für die Einheit des Kraftmomentes, d. h. für die Voraussetzung, dass in sämtlichen Muskeln das resultierende Kraftmoment gleich gross resp. = 1 ist. Wir brauchen nur die in den verschiedenen Muskelfäden wirkende Kraft überall gleich gross resp. $= \frac{1}{R}$ zu setzen und durch gleich grosse Linien darzustellen. — Das Verhältnis der drei Drehungskomponenten zu einander wird nach beiden Methoden für jeden einzelnen Muskel gleich richtig, mit denselben Fehlerquellen ermittelt.

Für den Fall allerdings, dass man absolute Werte finden wollte und über die Grösse der Spannung, welche in der Quer-

schnittseinheit der Fleischfasern der verschiedenen Muskeln bei einer bestimmten Stellung herrscht, bestimmte Kenntnis hätte, wäre das Nächste, was daraus berechnet werden kann, die in der Zugrichtung entwickelte Kraft. Zur Berechnung des Kraftmomentes wäre dann beim Globusmuskelphantom noch eine Multiplikation mit dem Abstand der Zugrichtung vom Gelenk nötig und zwar müsste dieser Abstand für alle Muskeln gesucht werden, während unter Benützung der mit dem Skelettphantom gewonnenen Daten nur für einen einzigen Muskel und eine der drei Drehungsachsen die Grösse des Abstandes zu messen ist.

Man kann nun aber leicht am Globus-Muskelphantom für irgend eine Stellung den Winkelabstand der durch Ursprung (Umbiegungsstelle) und Ansatz eines Muskels gelegten Radien (Winkel α zwischen OAA' und OUU' in Fig. 6) messen. Ferner lassen sich ein für alle mal die Abstände der Ursprungs- und Ansatzpunkte (U und A Fig. 6) ermitteln. Der Radius R der Exkursionskugel ist ebenfalls bekannt. Man wird daraus mit Leichtigkeit durch Konstruktion (Fig. 6) den Abstand r der Zugrichtung des Muskels vom Gelenkmittelpunkt finden können. Die Mehrarbeit ist also thatsächlich nicht allzugross.

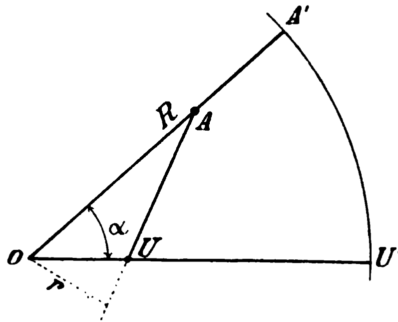


Fig. 6.

Untersuchen wir nun, wie im einen Fall die in den verschiedenen Muskeln angenommenen Krafteinheiten, im anderen Falle die Einheiten des Kraftmomentes zerlegt und von Muskel zu Muskel hinsichtlich ihrer Wirkung verglichen werden, so erscheint am Globusmuskelphantom die Zerlegung leichter und bequemer und

je nach Wunsch mit beliebigem Grade der Genauigkeit durchführbar. Bei einiger Übung kommt man in wenigen Augenblicken zu einem annähernd zutreffenden Urteil über Grösse und Richtung der Einwirkung auf die Längslinie des Mobile und der Drehung um diese Längslinie. Auch die genauere Zerlegung macht keine Schwierigkeit und lassen sich die Grössen k cos α und k sin α mit Leichtigkeit constructiv ermitteln und kartographisch nach Grösse und Richtung anschaulich darstellen. Herr Gassmann wird in dem zweiten Teil dieser Arbeit den Beweis dafür geben.

In praxi erhebt sich nun nicht bloss die Frage, wie der einzelne Muskel wirkt, oder wie eine Mehrzahl von Muskeln, deren Zugkraft oder Kraftmomente bekannt sind, zusammen einwirken, sondern mindestens ebenso häufig soll untersucht werden, ob ein bestimmter Muskel oder welche Muskeln überhaupt bei einer bestimmten Bewegung sich verkürzen und demnach aktiv beteiligen können, und in welchem Grade dies der Fall ist. Mit Hilfe des Globus-Muskelphantoms kann diese Frage leicht beantwortet werden. Wenn nämlich die in der Richtung der Muskelfäden wirkenden Kräfte gleich gross oder gleich 1 genommen werden, so entsprechen gleich grossen Verkürzungen der Fäden zwischen den Ursprungs- und Ansatz-Projektionspunkten gleich grosse Arbeitsleistungen; die verschiedenen Verkürzungen aber, welche bei Ausführung einer bestimmten Bewegung an den Muskelfäden beobachtet werden, sind proportional der Arbeitsleistung der betreffenden Muskeln pro Einheit des Kraftmomentes.

Nun wird die Verkürzung der Muskelfäden durch das Sinken ihrer spannenden Gewichte (ihre Verlängerung durch

das Steigen der Gewichte) auf das deutlichste angezeigt. Will man das Verhalten sämtlicher Muskelfäden bei einer bestimmten Stellungsänderung (welche direkt oder auf Umwegen erfolgt ist) mit einander vergleichen, so bringt man an den Fäden, wo sie jenseits der Rollen vor einer vertikalen Platte des Gestells herunterhängen, verschiebliche Marken an und stellt dieselben für die Ausgangsstellung alle auf dieselbe horizontale Linie des Brettes ein. In der zweiten Stellung werden die Marken verlagert erscheinen; ein Blick giebt Auskunft, eine Skala erlaubt genau zu messen.

Es lässt sich also leicht für irgend eine Stellungsänderung die Arbeitsleistung des Muskels pro Einheit des Kraftmomentes finden. Um nun aber die ganze Arbeitsleistung des Muskels für eine bestimmte Stellungsänderung zu kennen, müsste man natürlich wieder wissen, wie viele Einheiten von Drehungsmoment er in jedem Augenblick, resp. in jeder Durchgangsstellung entwickelt hat. Um eine solche Frage im gegebenen Fall mit einiger Sicherheit zu lösen, müsste man nicht bloss kennen, die Masse der kontraktilen Substanz des Muskels, ihre Anordnung im Muskel selbst, ihre Anordnung zum Gelenk je nach der Stellung, sondern es müssten ausserdem die Grössen der an jeder Stelle des Muskelfleisches in der Einheit des Faserquerschnittes entwickelten Spannung bekannt sein — oder die allgemeinen Gesetze, nach welchen der Grad der Anstrengung der Muskelsubstanz an jeder Stelle sich richtet, sofern es überhaupt solche Gesetze giebt.

Man kann die anatomische oder geometrische Seite des Problems und die vitale oder physiologische einigermassen gut auseinander halten. Erstere kommt allein in Betracht, wenn man für die Einheit des Muskelfaserquerschnittes die Spannung überall gleich setzt. Das Problem reduziert sich dann auf die Frage nach der für jede Stellung in jedem Muskel bei gleicher oder maximaler Leistung der Muskelsub-

stanz zur Verfügung stehenden Drehkraft. In wie fern der Voraussetzung gleicher Spannung pro Querschnittseinheit auch eine gleich grosse Anstrengung (Innervationsgrösse, Stoffumsatz) pro Massenteilchen der kontraktilen Substanz entspricht, ist bereits ein vitales Problem (es können dabei immer noch geometrische Verhältnisse, z. B. der Dehnungszustand der Fasern von Einfluss sein). Doch mag man in erster Annäherung, um gewisse allgemeine Fragen nach der Ausnutzung der disponibeln Drehkräfte überhaupt in Angriff nehmen zu können, für gleiche Spannung pro Querschnittseinheit der Faserung die Innervationsgrösse und den Stoffumsatz pro Masseneinheit überall als gleich annehmen.

Gerade das Muskelphantom ist nun ganz besonders geeignet, die Grösse und Richtung der disponiblen Drehkräfte übersichtlich vor Augen zu führen, vorausgesetzt, dass noch einige gleich zu nennende Daten ermittelt worden sind. Es entspricht dieses Modell der Annahme, dass die wirklichen Muskeln durch Muskeln ersetzt sind, welche in der Exkursionskugelfläche liegen und hinsichtlich Querschnitt und Länge so disponiert sind, dass sie nicht bloss der Grösse, sondern auch der Form nach, mit dem Mobile dieselbe Arbeit leisten, wie die Originalmuskeln. Die Masse ihrer kontraktilen Substanz müsste dieselbe sein, der Querschnitt verkleinert, die Länge um so viel vergrössert. Denkt man sich an der Anordnung der Fleischfasern zu den Sehnen nichts Wesentliches geändert, so muss sich der Querschnitt des Ersatzmuskels zum Original in jeder Stellung des Gelenkes umgekehrt verhalten, wie der kürzeste Abstand der Zugrichtungen vom Gelenkmittelpunkt, die Länge des Muskelbauches aber müsste diesen Abständen proportional geändert sein.

Für jede Stellung wäre nun freilich dieses Verhältnis etwas anders.

Für die erste Behandlung der allgemeinen Fragen aber,

welche auf Grund der Kenntnis der disponibeln Drehkräfte versucht werden kann, ist allzugrosse Genauigkeit vorläufig nicht notwendig.

Es würde hierfür sicher genügen, wenn man das Verhältnis zwischen den Hebelarmen der Muskeln und ihrer Ersatzmuskeln für die Mittelstellung im Gelenke feststellt. Dieser Quotient könnte jedem Muskelfaden unseres Phantoms auf einer besonderen Etikette beigeschrieben werden. Um so viel hätte man sich also den Ersatzmuskel dünner und länger zu denken, als den Muskel, den er vertritt.

Eine Tabelle im zweiten Teil unserer Arbeit enthält jene Quotienten[1]).

Von allgemeinen Fragen, die nunmehr sich aufdrängen, habe ich namentlich im Auge die Frage nach der Verteilung der Muskeln am Kugelgelenk; die Frage, in welchen Richtungen grössere Kraftmomente und Arbeitsleistungen entwickelt werden können; die Frage nach der Übereinstimmung solcher Besonderheiten mit den vom Körper an das Gelenk gestellten Anforderungen; die Frage, ob die Längen der Muskeln bloss für die häufigen mittleren Exkursionen, oder für die seltenen extremen Exkursionen eingestellt sind. Ganz besonders interessant und wichtig ist endlich die Frage, nach welchem Gesetz die verschiedenen Muskeln, welche überhaupt bei einer bestimmten Stellungsänderung sich verkürzen, bei der Ausführung dieser Bewegung aktiv beteiligt sein werden. Sicher gilt hier bis zu einem gewissen Grade das Gesetz der Ökonomie. Wie weit dies aber der Fall ist und durch welchen Regulationsmechanismus die

---

1) Es sei aber hervorgehoben, dass unsere gewöhnlichen Schlüsse, nach denen wir aus dem Querschnitt des Muskelbauches die disponible Zugkraft des Muskels beurtheilen, meist ungenau sind, indem wir der Richtung, Zahl und Länge der Fleischfasern im Muskel nicht genügend Rechnung tragen.

Innervationsanstrengung der Muskeln zu ökonomischem Verhalten gebracht wird, möchte wohl das Thema einer besonderen Untersuchung sein. A. Fick, Fuchs, ich selbst haben über diese Frage einiges veröffentlicht. Eine erneute Bearbeitung des Gegenstandes erscheint mir jedoch nicht überflüssig zu sein. Das Globus-Muskel-Phantom wird dabei gute Dienste leisten.

II. Teil (A. Gassmann).

Genaueres über die Herstellung des Skelettphantoms und des Globus-Muskelphantoms für das Hüftgelenk, nebst Angaben über die Wirkung der Hüftgelenkmuskeln.

1. Das Skelettphantom.

Das Skelettphantom soll zur Veranschaulichung und Bestimmung der Stellung und Stellungsänderung des Femur im Hüftgelenk dienen. Es kann mit demselben z. B. eine am Lebenden beobachtete Lage des Oberschenkels nachgeahmt und schnell und genau bestimmt werden. Letzteres geschieht dadurch, dass die Stellung des Kniepunktes und der Epikondylenquerlinie auf der Exkursionskugelfläche mit Hilfe von Meridianen und Parallelkreisen definiert wird.

Der Apparat, welcher durch nebenstehende Skizze (Fig. 7) veranschaulicht wird, besteht erstens aus einem knöchernen Becken, mit dem das Femur durch ein künstliches Hüftgelenk verbunden ist, zweitens aus einem Gestell mit Meridianrahmen.

Das künstliche Gelenk wurde auf folgende Weise hergestellt: Ich schnitt ein Stück des Femurhalses heraus und ersetzte es durch einen starken, beiderseits fest eingekitteten Stift. Dann wurden im Anschluss an den Pfannenrand schmale Tuchstreifen um den im Acetabulum liegenden Schenkelkopf herumgelegt, übereinander und mit dem Pfannenrand zusammengeleimt und schliesslich mit braunem Schellack überstrichen. So entstand ein verlängerter steifer Limbus, von dessen Rand man so viel

wegschneiden konnte, dass das Femur in der Kapsel sich der natürlichen Verkehrsmöglichkeit entsprechend bewegen liess. — Das Becken ist nun an einem Gestell in der Neigung von 55° so befestigt, dass der Mittelpunkt des Hüftgelenkes mit dem Centrum des Meridiankreises zusammenfällt. Die Achse, um welche der Meridianrahmen sich dreht, liegt horizontal und geht durch den Mittelpunkt auch des anderen, nicht benützten Hüftgelenkes. Der etwas mehr als einen Halbkreis umfassende Meri-

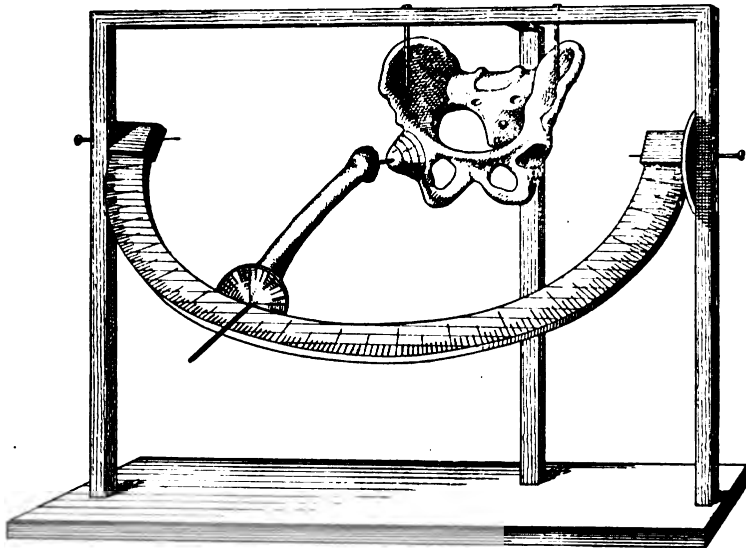


Fig. 7.

dianrahmen ist 7 cm breit, aus mehreren Hartholzstücken zusammengesetzt und mit einer Gradteilung versehen. Die Stifte, welche dem Rahmen als Drehachse dienen, sind in der Höhe von 70 cm in zwei seitliche senkrechte Stützen des Gestelles eingelassen. Diese sind unten durch ein Fussbrett, oben in der Höhe von 85 cm durch eine Querleiste verbunden. An dieser und einer am hinteren Rand des Fussbrettes emporragenden, oben mit der Querleiste verbundenen dritten Stütze

ist nun das Becken befestigt. Zwischen Meridianrahmen und Stützsäule des Gestells befindet sich am einen Achsenstift eine sagittal gestellte, mit Gradteilung versehene Kreisscheibe. Am anstossenden Teil des Meridians ist ein Zeiger angebracht, welcher die Stellung desselben an der Scheibe abzulesen ermöglicht. Der Meridianrahmen hat einen inneren Radius von 44 cm, so dass das Knieende des Femur ihn nicht erreicht. Über dieses Ende hinaus ist die Femurlängsachse verlängert und durch einen Stift dargestellt, der den Kreisrahmen überragt. Zwischen Knieende und Rahmen trägt dieser Stift eine eingeteilte Kreisscheibe, die mit ihm starr verbunden ist und deren Nullradius der Epikondylenlinie parallel läuft. An dieser Scheibe wird die deklinatorische Längsrotation abgelesen.

Nach obigen Angaben könnte das Skelettphantom von jedem Anatomiediener mit Hilfe des Modellschreiners hergestellt werden. Auf Wunsch wird jedoch Hr. Dr. F. Schenk, Bandagist in Bern, die Herstellung des Apparates besorgen, ebenso auch die Nachbildung des zu beschreibenden zweiten Apparates.

---

2. Das Globus-Muskelphantom.

Zur Herstellung des viel komplizierteren Muskelphantoms hatte ich zunächst die Ursprünge der Hüftgelenkmuskeln bei einer bestimmten Lage des Beckens im Raum, und sodann für eine beliebige fixierte Stellung des Femur sämtliche Ansatzstellen radiär auf die Exkursionskugel zu projizieren. Die projizierten Punkte werden in der Kugelfläche so nebeneinander liegen, wie sie einem im Mittelpunkt des Gelenkes stehenden Beobachter erscheinen müssten. Der Vergleich mit einer Sternkarte liegt auf der Hand.

Die Projektion wurde nach folgendem Prinzip ausgeführt: Die Richtung der verschiedenen Radien vom Gelenkmittelpunkt

zu den Muskelanheftstellen, resp. der Ort, wo sie die Exkursionskugel schneiden, wurde gerade so bestimmt, wie die Richtung der Längslinie mittelst des Skelettphantoms. Ein drehbarer Meridianrahmen, dessen Centrum mit dem Mittelpunkt des Hüftgelenkes zusammenfällt und der sich um die Verbindungslinie beider Hüftgelenke als um die Polachse drehen lässt, beschreibt mit seinem Umkreis die Exkursionskugel (resp. sämtliche Meridiane derselben) und mit den verschiedenen Punkten seiner Gradeinteilung die verschiedenen Parallelkreise. Während aber beim Skelettphantom die Längsachse des Femur durch einen Stift dargestellt ist, an den der Meridianrahmen bis zur Berührung heranbewegt werden kann, muss hier durch Visieren festgestellt werden, ob der jeweilige Projektionsradius mit der Ebene des Rahmens und mit welchem Teilstrich desselben er zusammenfällt.

Es wurde also ein Apparat, ganz ähnlich dem Gestell des Skelettphantoms, hergestellt. Um einen bestimmten Muskelursprungspunkt zu projizieren, hatte man nun (vorausgesetzt dass das Becken auf dem Apparat in richtiger Weise fixiert war) zuerst den Meridianrahmen zu heben, bis der Punkt in seine Ebene fiel, was durch Visieren leicht zu konstatieren war. An der seitlich vom Rahmen gelegenen Kreisscheibe wurde der Winkel gemessen, um welchen man den Meridian von der Grundstellung aus hatte heben müssen. Der vertikale Meridian der Grundstellung war der Nullmeridian; die übrigen wurden nach beiden Seiten, hinten herum mit dem negativen Vorzeichen, bis zu 180° numeriert. Nachher bestimmte ich durch Visieren in der Richtung der radiären Teilstriche des Rahmens, in welchem Radius des Meridiankreises der Punkt lag. Der Winkel, den dieser Radius mit der Polachse oder mit dem Äquator bildete, d. h. die Nummer des Parallelkreises, in welchem er die Exkursionskugelfläche schnitt, war an der Gradeinteilung des Meridians abzulesen. So liess sich gleichsam geographische Länge und Breite der Projek-

tion eines Muskelursprungspunktes auf der Exkursionskugel bestimmen.

Den Meridianrahmen hätte man wohl am besten vom Modellschreiner aus verschiedenen Stücken Hartholz zusammenfügen und von vornherein möglichst genau arbeiten lassen. Ich benutzte aber einen Rahmen von Blech, der auf einen starken Eisenring aufgelötet war. Die Ebene dieses Blechringes war jedoch nicht genau plan, so dass ich genötigt war, Paraffin aufzugiessen und dieses zu bearbeiten, bis eine genau ebene Fläche vorhanden war. Auf diese wurde dann die aus Papier gefertigte Gradteilung aufgeklebt. Der Nullradius derselben fiel bei horizontaler Meridianstellung nach vorn in die durch den Gelenkmittelpunkt gehende Sagittalebene und beschrieb bei der Drehung des Meridians den Äquator der Exkursionskugel. Vom letzteren aus waren die Teilstriche (Parallelkreise) nach beiden Seiten, d. h. gegen die Pole hin numeriert, und zwar nach aussen hin mit dem negativen Vorzeichen.

Zum genauen Visieren musste eine besondere Vorrichtung angebracht werden. Nach verschiedenen Versuchen mit komplizierteren Systemen gelangte ich schliesslich zur Anwendung eines ganz einfachen Visierschiebers, der aussen eine schmale Visierspalte, innen ein feines Korn besass und der auf dem Rahmen verschoben und jeweilen genau radiär eingestellt werden konnte. Wie beim Skelettphantom würde eigentlich ein halbkreisförmiger Meridianrahmen zur Bestimmung der Richtung sämtlicher Radien genügen, da man denselben um das ganze Becken herum bis vorn und hinten an die Stativstange des letzteren führen kann. Ich zog nur deshalb einen vollständigen Kreisrahmen vor, weil mit demselben die Projektion wesentlich bequemer und genauer auszuführen war.

Dieselbe war nach Exartikulation für Becken und Femur getrennt vorzunehmen. Da aber auf den Exkursionsglobus unseres Phantoms auch das Verkehrsgebiet des Femur im

Hüftgelenk und der Umfang seiner Längsrotation aufzuzeichnen war, ging ich daran, zuerst diese Verhältnisse bei intaktem Gelenk zu messen. Dazu musste das Becken genau so, wie zur Projektion der Muskelursprünge in den Projektionsapparat eingestellt werden. Es wurde ein männliches Becken mit stark entwickelter Muskulatur möglichst exakt in der Medianebene durchgesägt. Die Muskeln schnitt ich weg, präparierte sorgfältig das Hüftgelenk und schraubte das Becken mit seiner medianen Schnittfläche gegen ein dickes, glatt gearbeitetes Brett aus Eichenholz. Von letzterem trug ich so viel ab, als ohne Schädigung der Befestigung möglich war.

An der freien Seite des Brettes wurde durch eine Linie die Lage der Conjugata vera markiert. An der gleichen Brettebene und senkrecht zu derselben ragte ferner ein starker runder Eisenstab vor, der horizontal in die Klammer eines eisernen Stativs eingefügt war und sich in derselben sowohl drehen als verschieben liess. So konnte man das Becken seitlich verschieben und vorwärts oder rückwärts neigen. Der Stiel der Klammer lief nach hinten und war in einer Doppelzwinge befestigt, welche sich an der Stativstange höher oder tiefer festschrauben liess. Er selbst war um seine Längsachse drehbar, und infolge dessen war das Becken auch nach rechts oder links zu neigen, resp. genau horizontal zu stellen. Schliesslich konnte noch das schwere Eisenstativ selber auf dem Fussbrett des Projektionsapparates hin- und hergeschoben und an bestimmter Stelle aufgeschraubt werden. — Es wurde nun zunächst das Rahmengestell mit Hilfe von Senkel und Wasserwage so aufgestellt, dass die seitliche Kreisscheibe vertikal, die Drehachse des Meridiankreises horizontal zu liegen kam. Dann wurde das Stativ mit Becken auf das Fussbrett gesetzt, das Beckenbrett genau vertikal und sagittal gestellt, der Conjugata vera die Neigung von 55° gegeben und durch Visieren der Gelenkmittelpunkt ungefähr in die Mitte des Kreisrahmens gebracht. Das Schwierigste war aber,

diesen Mittelpunkt, der ja im Innern des Femurkopfes lag, genau zur Deckung mit dem Kreiscentrum zu bringen. Zu diesem Zweck wurde die Femurlängsachse durch einen Stift verlängert, welcher auf den Meridianrahmen zu liegen kam. Befand sich der Gelenkmittelpunkt in der Meridiandrehachse, so musste in irgend einer bestimmten Ab- oder Adduktionsstellung beim Heben und Senken des Meridians die Spitze des Stäbchens immer den gleichen Abstand vom Meridiankreis haben; und wenn der Gelenkmittelpunkt mit dem Kreismittelpunkt zusammenfiel, so beschrieb das Stäbchenende bei irgend einer festen Meridianstellung beim Verschieben auf dem Rahmen einen dem Meridiankreis konzentrischen Bogen. Das Becken wurde also so lange verschoben, bis diese beiden Bedingungen erfüllt waren, und das Stativ in dieser Stellung fixiert. Zur Bestimmung der Längsrotation diente, ganz wie beim Skelettphantom, eine auf der Längsaxe senkrecht stehende und mit derselben fest verbundene Kreisscheibe, deren Nullradius der Epikondylenlinie parallel war. Der Winkel, den diese mit der Meridianebene bildete, war so direkt abzulesen; die auf die Einwärtsrotation sich beziehenden Werte erhielten das Vorzeichen —, die der Auswärtsrotation das Zeichen +. Die Resultate unserer Messungen sind auf der Muskelglobuskarte (Exkursionsgebiet des Femur Tafel XIX und XX) graphisch dargestellt.

Es ist zu erwähnen, dass die dort aufgezeichnete Exkursionskurve die Kombination zweier von verschiedenen Bandpräparaten gewonnenen derartigen Kurven ist. In den Extremstellungen der Längslinie brauchte nur eine Rotationsstellung angegeben zu werden, da hier die Bänderspannung keine Längsrotation zulässt. Bei den übrigen Stellungen der Längslinie, für welche die Rotationsfähigkeit gemessen wurde, ist, da der maximale Rotationswinkel nie 90° überschreitet, jeweilen einfach die Lage der ganzen Epikondylenlinien aufgezeichnet worden. Es schliesst

also immer der seitliche Winkel der Kreuzfigur die mittlere Rotationsstellung ein.

Unsere Bestimmungen der maximalen Flexion-Extension und Ab-Adduktion stimmen mit denen von Krause, welcher für die erstere 140°, für die letztere 90° erhielt, genau überein. Für die Längsrotation haben wir in der Stellung: *M* (Meridian) = 60°, *P* (Parallelkreis) = 0° eine grösste Exkursion von 60° erhalten, während der genannte Autor eine maximale Längsrotation von 50° angiebt. Die Bestimmungen anderer Autoren weichen übrigens in entgegengesetztem Sinne ab; Henke z. B. fand eine grösste Längsrotation von 90°. Die grösstmögliche Einwärtsrotation, *D* (Deklination) = — 35, finde ich in Stellung *M* 60 *P* 0, während bei *M* 20 *P* — 30 das Femur am meisten auswärts rotiert werden kann (*D* + 36). Die Differenz zwischen diesen beiden Extremlagen ist 71°. Aus der Exkursionskurve ist ferner ersichtlich, dass am Bänderpräparat das Femur bis 30° über die Horizontalebene hinaus gebeugt, um einen Winkel von 20° über die Vertikalebene hinaus gestreckt werden kann und dass es in der Beugestellung von 60° sich von der durch das Gelenk gehenden Sagittalebene um 55° abduzieren, um 35° adduzieren lässt.

Zur Projektion der Muskelursprünge wurde das Becken wieder vom Stativ heruntergenommen, das Femur von ihm abgetrennt und bis auf Weiteres in verdünntem Alkohol aufbewahrt. Am Becken wurden die Muskelursprünge auspräpariert und die Grenzen derselben mit Tinte markiert. Diejenigen Muskeln, welche nicht direkt vom Ursprung zum Ansatz laufen, wurden an ihrer letzten Umbiegungsstelle durchschnitten und ihre Querschnitte in der Weise dargestellt, dass man am Knochen ihnen entsprechende Figuren von steifem Papier befestigte. Diese wurden dann wie die übrigen direkten Knochenursprünge projiziert. Der Ileopsoas wurde da quer durchschnitten, wo er aus der Lacuna musculorum tritt, der Obturator internus an seiner Umbiegungsstelle um das Sitzbein. Von anderen Muskeln,

die nur in gewissen Lagen des Beines und nicht stark um Knochenrollen biegen, wie der Piriformis, die Gemelli u. s. f., wurden keine künstlichen Querschnitte projiziert.

Das Becken wurde nun in der oben beschriebenen Weise wieder auf den Projektionsapparat gebracht und richtig eingestellt. Der Gelenkmittelpunkt war durch den Schnittpunkt zweier in rechtem Winkel verschränkter Halbkreise vom Radius des Femurkopfes, welche man in das Acetabulum legte, bezeichnet und konnte auf diese Art durch Visieren leicht und exakt in den Kugelmittelpunkt gebracht werden. Zur Ausführung der Projektion selber markierte ich bestimmte Punkte der schwarz angemalten Konturen der Muskelursprungsflächen mit weisser Farbe und visierte nach ihnen hin. Da, wo sich zwischen das Auge und den zu visierenden Punkt Knochenteile einschoben, wie z. B. beim Ursprung des Glutaeus minimus der ihn überragende Darmbeinteil, wurde der Knochen abgetragen. Es konnte dies bei der soliden Befestigung des Beckens ganz gut geschehen, ohne dass dasselbe verschoben wurde. Die Ursprungspunkte am Tuber ischii konnten von unten nicht gut visiert werden; ich drehte daher das Becken um 180° um die Polachse und zog die Drehung in Rechnung. — Ausser den Muskelursprungsfeldern wurde auf diese Weise noch die Ansatzlinie der Gelenkkapsel am Pfannenrand projiziert.

Die Projektionen der Beckenmuskelursprünge auf die Exkursionskugelfläche sind auf Taf. XIX und XX in zwei Hemisphärenkarten dargestellt. Sie stellen einen ringförmigen Streifen dar, der zum grössten Teil auf der medialen Kugelhälfte liegt. Derselbe setzt sich im wesentlichen zusammen aus den Muskelursprüngen der zwei grossen Flächen der Beckenaussenseite, welche durch die vom Tuber zur Spina anterior inferior und superior laufende Crista longit. lateralis (Strasser) von einander getrennt werden. Das die Darmbeinursprünge darstellende Pro-

jektionsband liegt in seiner obern vordern Hälfte auf der Aussenseite des Äquators, überkreuzt denselben auf der hintern Kugelfläche und geht hier etwas über den Horizontalmeridian (*M* — 90) hinab, während es vorn *M* 90 nicht erreicht. An dasselbe schliesst sich hinten unmittelbar der die Sitz- und Schambeinursprünge darstellende Streifen an, welcher sich nah um den medialen Pol herum nach vorn wendet und hier dem horizontalen Median nahe kommt.

Die zwischen den Projektionen der Spina anterior superior und der Symphyse befindliche Lücke wird durch den Querschnitt des Ileopsoas und den Ursprung des Pectineus ausgefüllt. Wegen der Wölbung oder Höhlung der Ursprungsflächen liegen die auf ihnen befindlichen einzelnen Muskelfelder oft in radialer Richtung übereinander, so dass ihre Projektionsbilder sich vielfach überkreuzen und bedecken. Näheres siehe in den Tafeln.

Zur Projektion des Femur und der Muskelansätze wurden wie beim Becken die Muskelansatzlinien am Knochen aufgezeichnet. Ansätze, welche nicht am Knochen inserieren, wie der des Tensor und derjenigen Fasern des Glutaeus maximus, welche zur Fascia lata gehen, oder der Fasern des Glutaeus minimus zur Kapsel konnten zunächst nicht berücksichtigt werden. Nachträglich zeigte es sich jedoch, dass es kein grosser Fehler war, als Insertionslinie der obersten Fasern des Glutaeus maximus den Streifen vorn am Trochanter maior anzunehmen, über den sich die Fascie straff spannt und an welchen sie durch Bindegewebe angeheftet ist, und für die untersten Fasern den untern Teil der Linea aspera bis zum Epicondylus externus hin. Auch für den Tensor wurde der untere Dritteil der Linea aspera bis zum Epicondylus externus als Ansatz genommen; derselbe erscheint auf der Projektion nur als ganz kurze Linie. Künstliche Querschnitte wurden angefertigt und projiziert vom Rectus femoris (Sehnenquerschnitt an der Patellainsertion), Biceps (an der Stelle, wo er in mittlerer Beugestellung von Hüft- und Kniegelenk

unter dem Condylus externus hinzieht), Semitendinosus, Semimembranosus, Gracilis, Sartorius (da, wo sie an und unter dem Epicondylus internus vorbeilaufen). — Es war gleichgültig, in welcher Lage zur Exkursionskugel das Femur behufs Projektion seiner Muskelansätze festgestellt wurde; denn das Femur selber ist beweglich und nur die auf ihm befindlichen Ansatzpunkte ändern ihre gegenseitige Lage nicht. Natürlich wählte man eine zum Projizieren möglichst bequeme Stellung. Der Mittelpunkt des Schenkelkopfes musste aber mit dem Meridiancentrum zusammenfallen. Seine Einstellung geschah folgendermassen: Der Schenkelkopf wurde durch einen genauen Sägeschnitt halbiert und die eine Hälfte entfernt. Auf der andern wurde der Mittelpunkt markiert und durch Visieren in die richtige Lage gebracht. Der Schenkelknochen selbst wurde auf dem Projektionsapparat befestigt mittelst einer Schraubenzange, die ihn nah am Kopf anfasste und am hintern Ende von derjenigen Klammer des Stativs gehalten wurde, in der vorher die Eisenachse des Beckenbrettes steckte.

Es sollte nun, so weit es möglich war, die Kontur des Oberschenkels in toto projiziert werden. Da aber die Projektion der Schenkelkopfgelenkfläche fast die ganze Exkursionskugel in Beschlag nehmen und zusammen mit dem Schenkelhals nirgends eine äussere Konturlinie geben würde, projizierte ich die Umrisse der übrigen Teile des Femur gerade so, wie wenn die beiden ersteren nicht vorhanden gewesen wären. Auf diese Weise wurde die Konturprojektion der Trochanteren, der Diaphyse und der Kondylen als eine geschlossene Kurve gewonnen. In das Innere oder an den Rand derselben kamen dann die Projektionen der Muskelansätze zu liegen. Ausserdem wurde zur Beurteilung der Kapselspannung noch ein äusserster Schenkelhalsquerschnitt, als Ansatzlinie der Kapsel, insbesondere des Ligamentum ileofemorale und ischiofemorale, projiziert.

Die Projektionsbilder des Oberschenkels (Taf. XXI) sind im

allgemeinen verzerrter, als die des Beckens, weil die einen zu projizierenden Punkte und Felder dem Mittelpunkt sehr nahe liegen und infolge dessen ihre Projektionen auf der Exkursionskugelfläche weit auseinander zu liegen kommen, resp. sehr gross werden, während die anderen Felder, welche vom Gelenk weit entfernt sind, in der Projektion klein werden und nah zusammenrücken. Die Radien, welche den Schaft des Femur mit Kondylen und Trochanteren einschliessen, begrenzen auf der Kugeloberfläche eine eigentümliche Figur. Auf derselben ist das Knieende des Femur ganz klein, während die Trochanterengegend ausserordentlich mächtig erscheint. Die Muskelinsertionen am Trochanter maior nehmen den grössten Teil des Femurdiagramms ein, die lange Adduktorenansatzlinie der Linea aspera ist dagegen in hohem Masse verkürzt. Man hat im Anfang einige Mühe, sich in diesem Bild zurechtzufinden.

Mit Hilfe der gewonnenen Daten konnte nun an die Herstellung des Globusphantoms gegangen werden. Dasselbe besteht, wie bereits im vorstehenden Aufsatz entwickelt wurde, aus zwei Hauptteilen: 1. der Exkursionskugel mit den Beckenprojektionen und 2. einer verschieblichen Kugelschale, welche die Femurprojektionen trägt. Beide sind durch Fäden, welche die Muskeln darstellen, verbunden. — Es wurden also auf eine schwarze, mit weissen Gradlinien versehene Kugel von 30 cm Radius die Muskelursprungsprojektionen aufgemalt, eine jede mit besonderer Farbe, ferner als weisse Linie die Verkehrsgrenze des Femur und für verschiedene Punkte an der Grenze und im Innern derselben die extremen Rotationsstellungen der Epikondylenlinie. Mit besonderer Farbe wurde markiert die Mitte des Exkursionsfeldes und die mittlere Rotationsstellung der Epikondylenlinie für diesen Punkt („Mittelstellung“ des Oberschenkels). Endlich zeichnete man auch die Projektion des Gelenkkapselansatzes am Becken auf. Die Projektion der Femurkontur wurde mit Hilfe einer Gradteilung auf eine dünne Kugelschale

aus Lindenholz von der Krümmung des Kugelradius aufgetragen und der überragende Teil der Platte weggeschnitten. Die Muskelansatzprojektionen wurden in diese Kurve eingezeichnet und gleich koloriert wie die entsprechenden Ursprünge auf der Kugel. Ausserdem markierte ich auf der Femurplatte eine der Projektion des Kapselansatzes (resp. des Schenkelhalsquerschnittes) entsprechende Ellipse und in dieser die Punkte, welche in der Mittelstellung der Spina anterior superior, der Symphyse, dem Tuber ischii und dem Foramen ischiadicum maius am nächsten liegen. Um die Muskeln durch gespannte Fäden darzustellen, bohrte ich in die Ursprungsprojektionen je eine bis zwei kleine Ringschrauben und an den entsprechenden Ansatzstellen in die Femurplatte feine Löcher. Letztere wurden auf der Plattenunterseite etwas erweitert, damit sie die Knoten am Ende der durchgezogenen Schnüre aufnehmen konnten und die Platte der Kugel trotzdem flach auflag. Am medialen Pol der Kugel liess ich einen starken Eisenstab eintreiben und steckte an diesem die Kugel auf ein Stativ. Da der Adduktionspol ins Innere des vom Muskelursprungsstreifen umgebenen Feldes hineinfällt, so war es möglich, die Muskelfäden von den Stellen aus, wo sie durch die Ösen der Ursprünge laufen, an der Stativstange vorbei gegen eine jenseits des Stativs aufgestellte horizontale und von vorn nach hinten gerichtete Leiste abzuleiten (s. Taf. XXII). An dieser, welche von einer hinteren und vorderen Stütze getragen und mit dem Stativfuss fest verbunden ist, gehen die Schnüre alle in gleicher Höhe über Rollen. Sie werden, jenseits derselben in einer Ebene herabhängend, durch Gewichte gespannt.

Es sei hier nur angedeutet, dass es etwelche Schwierigkeit verursachte, die zahlreichen Fäden so anzuordnen, dass bei der Lageveränderung der Femurplatte die einen je nach Bedürfnis sich über die Ansätze der anderen schieben konnten, dass sie ferner an der Öse, der Reibung wegen, keine zu starke Ab-

knickung gegen die Rolle zu erfuhren und sich gegenseitig doch nicht behinderten. Durch die gespannten Muskelfäden wurde nun die verschiebliche Femurplatte in jeder Stellung, welche einer natürlichen Lage des Oberschenkels entspricht, festgehalten. Um sie schnell und gut zu den Meridianen und Parallelkreisen des Exkursionsglobus orientieren zu können, wurde sie an der Stelle der Epikondylenlinie von einem Fenster durchbrochen, in welchem ein Draht die Lage der obigen Linie angab.

Als wir an die Herstellung des Modells gingen, waren wir auf manche Überraschungen gefasst und nicht ganz sicher, dass dasselbe wirklich auch praktisch verwertbar sein würde. Das Resultat ist nun unerwartet günstig: Die Femurplatte ist verhältnismässig leicht verschiebbar, die Muskelfäden folgen ohne Verwickelung der Bewegung derselben und spannen sich in grössten Kreisen. Bei einiger Beschränkung in der Zahl der Fäden lässt sich bei jeder Stellung das Bild leicht entwirren und verwerten. Fehlende Zugrichtungen können nach Bedürfnis hinzugefügt oder durch die Betrachtung ersetzt werden.

So bekommt man denn mit Hilfe des Globusmuskelphantoms für jede beliebige Lage des Oberschenkels mit einem Blick eine Übersicht über die Wirkung der gesamten Hüftgelenkmuskulatur, soweit es die Richtung und Sinn der von den einzelnen Muskeln ausgeübten Drehbestreben betrifft.

Wir geben gerne zu, dass die Projektion der Muskelursprünge und -Ansätze noch genauer und die technische Ausführung des Apparates, namentlich was die Reibungswiderstände betrifft, vollkommener hätte sein können, so dass derselbe ein exaktes Uhrwerk geworden wäre. Es wäre dann auch möglich gewesen, viel mehr Fäden zu spannen. Es lag uns aber erstlich daran, das Phantom möglichst einfach zu gestalten, damit es seinen Hauptzweck, zur Erklärung und Demonstration der Muskelwirkung zu dienen, erfüllen könne. Sodann nötigte uns die

Rücksicht auf den Kostenpunkt und auf die Möglichkeit einer Vervielfältigung des Phantoms zu einer weisen Beschränkung.

Anhang. Wir haben schliesslich noch für die Mittelstellung des Femur im Hüftgelenk den Abstand der verschiedenen Muskeln vom Drehpunkt nach der im ersten Teil der Abhandlung erläuterten Methode an einem neuen Muskelpräparat ermittelt. Nachfolgende Tabelle enthält in der zweiten Kolonne diese Grössen in cm. Die dritte Kolonne giebt an, um wie viel grösser als diese Abstände jeweilen, für die Mittelstellung und den betreffenden Muskel, der Radius der natürlichen Exkursionskugel ist. Die Länge des Femur vom Mittelpunkt des Schenkelkopfes bis zum Kniepunkt betrug an jenem Muskelpräparat 40,5 cm. Man hat sich nun jeweilen den in der Exkursionsoberfläche in grösster Kreislinie wirkenden Ersatzmuskel um so viel dünner und länger zu denken, als die Verhältniszahl es angiebt, bei sonst gleicher Anordnung der Fleischfasern zur Sehne und gleichem physiologischen Zustand der einzelnen Muskelteilchen.

Muskelname	Abstand vom Gelenk in cm	Verhältniszahl
Glutaeus maximus (vordere Portion) . . .	2,8	14
„ (mittlere Portion) . . .	3,6	11
Glutaeus medius (vorderer Rand)	6,2	7
„ (hinterer Rand)	4,0	10
Glutaeus minimus (vorderer Teil)	6,0	7
„ (hinterer Teil)	3,2	13
Piriformis (oberer Teil)	2,8	14
„ (unterer Teil)	3,2	13
Obturator internus	3,0	13
Quadratus (obere Portion)	4,0	10
„ (untere Portion)	6,0	7
Obturator externus (oberer Teil)	2,6	15
„ (unterer Teil)	3,6	11
Ileopsoas (lateraler Teil)	3,4	12
„ (medialer Teil)	3,5	12
Pectineus	4,2	10

Muskelname	Abstand vom Gelenk in cm	Verhältniszahl
Adductor brevis	7,4	5
Adductor magnus (oberer Teil)	5,0	8
„ (unterer Teil)	9,4	4
Adductor longus	9,0	5
Gracilis	9,2	4
Semitendinosus	8,0	5
Semimembranosus	8,0	5
Biceps	5,6	7
Rectus femoris	5,0	8
Tensor fasciae	7,8	5

3. Über die Wirkung der Hüftgelenkmuskeln.

Es ist klar, dass es nicht genügt, die Wirkungsweise der Muskeln am Hüftgelenk nur für die Grundstellung des Beines zu kennen. Von Stellung zu Stellung ändert sich die Lage des Muskelansatzpunktes zum Ursprungspunkt, resp. diejenige der Zugrichtung zu den Drehachsen, oft so, dass die abduzierende Wirkung des Muskels in eine adduzierende, Flexion in Extension, Einwärtsrotation in Auswärtsrotation übergeht und umgekehrt. Für jede beliebige andere Stellung des Oberschenkels ist die Kenntnis der Muskelwirkung gerade so wichtig oder unwichtig, wie für die Grundstellung. Wenn trotzdem die Lehrbücher sich auf Angaben über letztere beschränken, so hat das seinen guten Grund: Es fehlte ebensowohl an allgemein gültigen Normen zur Charakterisierung der Stellung und Bewegung des Femur, als auch an genauen Untersuchungen über die Wirkung seiner Muskeln in andern Stellungen als der Grundstellung. A. Fick[1]) beschränkt sich in seiner Arbeit über die Hüftgelenkmuskulatur,

1) Statische Betrachtung der Muskulatur des Oberschenkels. Zeitschr. f. rationelle Medizin, 1848.

in welcher er die Drehmomente der für sämtliche Muskeln gleich gross angenommenen Kräfte nach drei Hauptachsen zerlegt, nur auf die Grundstellung. Ebenso berücksichtigt Duchenne[1]) in seinen elektro-physiologischen Untersuchungen der Muskelwirkung im wesentlichen nur diese eine Stellung.

Es war also wohl am besten, wenn man unter solchen Umständen im anatomischen Unterricht gar nicht versuchte, die Wirkungsweise eines Muskels mit ein paar Worten anzugeben, sondern im gegebenen Fall das anatomische Präparat zu Hilfe nahm und die Wirkung eines Muskels unter Benutzung irgend eines Systems von drei senkrecht zu einander stehenden Achsen bestimmte und zerlegte.

Dies wird unserer Meinung nach auch in Zukunft die geeignetste Methode zur Beschreibung und Demonstration der Muskelwirkung am Kugelgelenk sein. Es dürfte wohl unter Anwendung eines Muskelpräparates und eines Skelettmuskelphantoms (Skelettphantom, an dem die Muskeln durch gespannte Fäden dargestellt sind), eventuell auch eines Globusmuskelphantoms, wenigstens einmal dem Studierenden die Art und Weise der Bestimmung von Stellung, Bewegung und Muskelwirkung erklärt werden.

Die Hauptsache ist, am Muskelpräparat für eine bestimmte Stellung des Femur die Zugrichtung und Kraftebene (Ebene durch Zugrichtung und Drehpunkt) eines Muskels zu erkennen und die von ihm hervorgerufene Drehbewegung zu finden. Zu dem Zweck ist für die betreffende Stellung unter Zugrundelegung der von Prof. Strasser vorgeschlagenen Normen für die Bestimmung und Zerlegung der Bewegungen (s. I. Teil) am Präparat die Lage der Längsachsen und der beiden Querachsen (der Ab-Adduktionsachse und der Flexions-Extensionsachse) zu suchen. Die erste ist leicht zu finden, die Ab-Adduktionsachse

[1]) Physiologie des Mouvements. Paris 1867.

liegt quer zu derselben und immer in der Sagittalebene, die Flexions-Extensionsachse steht quer zu den beiden andern. Ferner muss untersucht werden, wie jede dieser drei Achsen zur Kraftebene des Muskels steht, ob sie mit derselben zusammenfällt oder mehr oder weniger quer durch sie hindurchtritt. Nur im letztern Fall kann der Muskel eine drehende Einwirkung um diese Achse ausüben. Je nachdem die Zugrichtung vom Ursprung zum Ansatz an der einen oder andern Seite der Achse vorbeigeht, bestimmt sich der Sinn der Drehung.

Die Grösse der drehenden Einwirkung aber, vorausgesetzt dass die Kraft im Muskel konstant bleibt, hängt ab erstens von der Grösse des kürzesten Abstandes des Muskels von jener Achse, zweitens von dem Umstand, ob die Achse zur Kraftebene mehr oder weniger senkrecht steht. Nur wenn diese beiden Momente berücksichtigt werden, können die verschiedenen Drehbestreben, welche die Muskeln (deren Kraft stets als gleich gross angenommen ist) gegenüber den verschiedenen Achsen ausüben, der Grösse nach mit einander verglichen werden. Setzt man aber für alle Muskeln das Produkt aus Kraft mal Abstand vom Gelenkmittelpunkt, d. h. das resultierende Drehmoment, als gleich voraus (was z. B. bei der Anwendung des Globusmuskelphantoms geschieht), so ist nur die verschiedene Lage der Kraftebene zu den drei Hauptachsen der betreffenden Femurstellung in Betracht zu ziehen.

Das Vorausgehende lässt sich alles am gut aufgestellten Muskelpräparat untersuchen und feststellen; doch leistet ein Skelettmuskelphantom gute Dienste, weil an demselben Zugrichtung und Kraftebene der Muskeln klarer hervortreten. Um aber die untersuchte Stellung genau anzugeben oder das Prinzip einer solchen Lagebestimmung zu zeigen, ist dasselbe fast unentbehrlich. Und wenn man an demselben um die drei Hauptachsen gleich grosse Winkelbewegungen ausführt und das Steigen und Sinken der Gewichte beobachtet, so kann man das am Präparat

betreffs der Muskelwirkung Ermittelte verifizieren. Auch das Globusmuskelphantom kann zu dem letztgenannten Zweck benutzt werden, sei es, indem man die Bewegungen um die drei Achsen nachahmt und die Verlängerung oder Verkürzung der Muskelfäden beobachtet, sei es, indem man direkt für die betreffende Stellung die in einem Muskelfaden an der Kugeloberfläche wirkende Kraft nach der im I. Teil der Abhandlung erläuterten Weise zerlegt und das gegenseitige Grössenverhältnis der Wirkung um die drei Achsen bestimmt. Der Unterschied bei der Benutzung der beiden Phantome ist nur der, dass man am ersten gleiche Muskelkräfte, am zweiten gleiche Kraftmomente voraussetzt. Eine solche Kontrolle durch das von uns konstruierte Hilfsmittel ist von grossem Nutzen; denn die richtige Beurteilung der Lage der Achsen zu den Kraftebenen und Zugrichtungen der Muskeln am Muskelpräparat allein ist oft recht schwierig.

Ich bin nun bei meinen Untersuchungen den umgekehrten Weg gegangen und habe versucht, mir eigentümliche Ergebnisse, welche sich aus dem Studium der Wirkungsweise einzelner Muskeln am Globusmuskelphantom ergeben haben, nachträglich auch am Muskelpräparat auf Grund der oben erörterten Maximen klar zu machen. Es ist mir dies auch in allen Fällen gelungen. Im Folgenden sollen einige dieser Ergebnisse, welche gegenüber den Angaben von A. Fick und Duchenne als neu erscheinen, mit denselben im Widerspruch stehen oder geeignet sind, über strittige Punkte Aufklärung zu bringen, näher besprochen werden.

Nachdem ich einmal die Überzeugung gewonnen hatte, dass unsere Globusprojektion nicht nur ein Hilfsmittel zur Veranschaulichung gewisser stereometrischer Verhältnisse darstellt, sondern genau genug gearbeitet ist, um zuverlässige Daten über die Muskelwirkung, selbst in subtilen Fällen, zu liefern, entschloss ich mich, für einige Stellungen des Beines die am Phantom betreffs der Wirkungsweise der Muskeln gewonnenen Resultate

graphisch darzustellen und zu veröffentlichen. Die Tafeln XXIII bis XXVIII sind auf diese Weise entstanden. Taf. XXV entspricht der Mittelstellung des Femur im Gelenk (*M* 50; *P* — 10°; *D* 0°). Nur die notwendige Beschränkung in der Zahl der Tafeln hat mich verhindert, für dieselben Werte *M* und *P* auch noch die zwei extremen Deklinationsstellungen wiederzugeben. Taf. XXVI, XXVII und XXVIII entsprechen extremen Lagen der Längslinie, und zwar bezieht sich Taf. XXVI auf die extreme Flexion (*M* 120°; *P* — 10°; *D* + 30°), Taf. XXVII auf die extreme Abduktion (*M* 60°; *P* — 55°; *D* + 20°) und Taf. XXVIII entspricht der extremen Adduktion (*M* 60°; *P* 35°; *D* 0°). Statt der extremen Extensionsstellung wurde in Taf. XXIII/XXIV die Grundstellung (*M, P* und $D = 0$) wiedergegeben.

Nur diese letztere Tafel ist eine eigentliche kartographische Wiedergabe eines Teiles der Oberfläche des Muskelglobus mit den Muskelfäden, dem Gradnetz und der darauf befindlichen Femurplatte (durchsichtig gedacht), welche die Muskelinsertionspunkte enthält.

Die Karte umfasst aber einen grösseren Teil der Kugeloberfläche, als in Wirklichkeit auf einmal gesehen werden kann. Die grössten Kreise der Muskelfäden sind da, wo es nötig war, bis zu den dem Kniepunkt am meisten genäherten Stellen (Nahepunkten) fortgesetzt und, wie auch die vom Kniepunkt zum Nahepunkt gehenden Grosskreisbogen, durch punktierte Linien dargestellt. Im ersten Teil der Abhandlung wurde bereits angegeben, wie man die Muskelfäden durch Auflegen eines bandförmigen Kartonstreifens im Muskelgrosskreis verlängert, und wie man die Verbindungslinie von Knie- und Nahepunkt dadurch findet, dass man einen zweiten, mit Querlinien versehenen Streifen quer darüber legt und solange verschiebt, bis dessen Mittellinie mit dem Kniepunkt und eine seiner Querlinien mit der Mittellinie des ersten Streifens zusammenfällt. Eine zweite durch den Kniepunkt gehende Querlinie ist dann der ersten Quer-

linie, resp. einer im Nahepunkt an den Muskelkreis gezogenen Tangente parallel. Man kann sich, ohne an der Kraftwirkung etwas zu ändern, die im Muskelfaden wirkende Kraft *K* in den Nahepunkt des Muskelkreises verlegt und diesen mit der Femurplatte starr verbunden denken. Die längsrotierende Wirkung hängt dann ab von der Grösse der für alle Fäden gleich gross angenommenen Kraft *K* und der Länge des vom Nahepunkt auf die Längslinie gefällten Perpendikels. Der über letzterem gelegene Verbindungsbogen ist nur bei kleinem Abstand des Nahepunktes vom Kniepunkt annähernd ein Mass für jenes Perpendikel oder den längs-rotierenden Hebelarm.

Es lässt sich deshalb aus Taf. XXIII/XXIV nur annäherungsweise die längsrotierende Wirkung eines Muskels in ihrem Verhältnis zu der radialdrehenden Einwirkung (um eine Querachse) oder zu der Längsrotationswirkung anderer Muskelfadenkräfte abschätzen. Die Drehwirkung um die Querachse ohne Längsrotation wird ebenfalls nur annähernd durch eine Kraft *K*, die im Kniepunkt in der Richtung der hier anliegenden Querlinie des Verbindungsstreifens angreift, repräsentiert. Ihr wirklicher Hebelarm ist nämlich nicht die ganze Längsachse, sondern nur das zwischen Drehpunkt und Angriffspunkt des längsrotierenden Hebelarms liegende Stück derselben. Der Sinn der beiden Drehwirkungen ist leicht zu ermitteln. In Taf. XXIII/XXIV entsprechen die durch den Kniepunkt gehenden Pfeile in ihrer Richtung der Wirkung der verschiedenen Muskelfadenkräfte, deren Bezeichnung sie tragen, auf die Längslinie. Der Vollständigkeit halber sollen nun aber in einer Tabelle für die verschiedenen Muskelfäden, deren Spannung *K* überall gleich 1 gesetzt und durch eine Linie von 54 mm Länge dargestellt ist, die Werte für die in die Längsachse verlegten, ausschliesslich um eine Querachse drehenden Komponenten in lineärem Mass (in mm) angegeben werden, desgleichen die bloss längsrotierenden Komponenten, welche als Tangenten in einen grössten Kreis der Exkursionskugelfläche, der

zur Längsachse senkrecht steht, verlegt sind (s. I. Teil). Bedeutet α die Länge des jeweiligen Verbindungsbogens im Winkelmass, $K = 54$ mm die Kraft des Muskelfadens, so ist die Komponente in der Längsachse $K' = 54 \cos \alpha$, die Komponente am quergestellten Grosskreis $K'' = 54 \sin \alpha$, und zwar wird letztere mit — bezeichnet, wenn sie einwärts, mit +, wenn sie auswärts rotiert.

Ferner wird in der folgenden Tabelle die Richtung der Komponente K' zu den Meridianen und Parallelkreisen der Exkursionskugel angegeben. Und zwar erhält der Winkel β, den sie mit dem vom Kniepunkt zum Abduktionspol laufenden Meridian macht, das Vorzeichen —, wenn er im Flexionsgebiet, das Vorzeichen +, wenn er im Extensionsgebiet liegt.

Muskelname	α	β	54 cos α	54 sin α
Rectus femoris	0	— 70	54	0
Ileopsoas (mediale Randportion)	8	— 120	52,5	+ 7,5
„ (laterale Portion)	15	— 105	51,5	+ 13,5
Adductor longus	3	— 150	53,5	— 3
Pectineus	5	— 150	53	+ 4,5
Obturator externus (untere Randportion)	20	— 160	50	+ 18
Adductor brevis	2	— 155	54	+ 2
Adductor magnus (oberer Randteil)	10	— 155	52,5	+ 9,5
„ „ (unterer Teil)	7	+ 120	53	— 6,5
Gracilis	5	— 165	53	+ 4,5
Semitendinosus und Semimembranosus	5	+ 110	53	— 4,5
Biceps	6	+ 110	53	+ 5,5
Quadratus (oberer Randteil)	45	— 175	37,5	+ 37,5
„ (unterer Teil)	20	— 170	50	+ 18
Obturator internus	62	+ 175	25	+ 47,5
Piriformis (oberer Randteil)	45	+ 30	37,5	+ 37,5
„ (unterer Teil)	75	+ 35	14	+ 52
Glutaeus medius (vorderer Randteil)	15	— 10	51,5	— 13,5
„ „ (hintere Portion)	42	+ 40	39,5	+ 36
Glutaeus minimus (vorderer Teil)	20	— 15	50	— 18
„ „ (hinterer Teil)	60	+ 25	27	+ 46,5

Muskelname	α	β	54 cos α	54 sin α
Glutaeus maximus (vorderer Randteil)	40	+ 40	39,5	+ 36
Glutaeus maximus (mittlere Fasern)	115	+ 115	46	+ 30
Tensor	60	— 60	52,5	— 9,5

Mittelst der in Kolonne 2 und 3 angegebenen Werte können auch die Flexions- und Adduktionskomponenten gefunden werden.

Für die vier übrigen Stellungen habe ich eine einfachere Darstellungsweise der Untersuchungsergebnisse gewählt (s. Taf. XXV—XXVIII). Es wurde der Kniepunkt mit dem zugehörigen Meridian und Parallelkreis in Gestalt eines Kreuzes dargestellt. In dasselbe sind die Komponenten $K' = 54 \cos \alpha$ für die verschiedenen Muskelfäden nach Grösse und Richtung genau eingezeichnet. Um den Kniepunkt als Centrum ist ferner ein Kreis vom Radius 54 mm gezogen, dessen Einteilung den Winkel β abzulesen erlaubt und welcher zugleich den zur Längsachse senkrechten Grosskreis repräsentiert. An seiner Peripherie befindet sich, jeder Kniepunktkomponente entsprechend, ein Pfeil, welcher der Grösse und Richtung nach die am Radius der Exkursionskugel als Hebelarm wirkende Längsrotationskomponente $K'' = 54 \sin \alpha$ darstellt. Der grösseren Deutlichkeit halber sind diese Pfeile nicht als Tangenten jenes Kreises dargestellt, sondern ohne Aenderung ihrer Länge auswärts verschoben. Man muss sich diesen Fehler korrigiert denken.

Dies dürfte wohl die einfachste Methode sein, die für irgend eine Stellung im Kugelgelenk von den verschiedenen Muskeln auszuübenden Drehbewegungen graphisch darzustellen. Es ist aber dabei, wie bereits bemerkt, das Produkt aus Kraft mal Hebelarm (das resultierende Kraftmoment) für sämtliche Muskeln gleich gross angenommen.

Bezüglich der Tafeln XXV—XXVIII sei noch erwähnt, dass

unsere Angaben (wie auch das Globusmuskelphantom) das rechte Hüftgelenk betreffen. Alle in dem rechten Halbkreis gelegenen Kniepunktkomponenten wirken somit adduzierend, alle im oberen Halbkreis befindlichen flektierend. Die Pfeile an der Peripherie, welche eine Drehbewegung im Sinne des Uhrzeigers hervorrufen, rotieren einwärts.

Es wird dem Leser nicht schwer fallen, aus der Taf. XXIII, XXIV und der dazu gehörigen Tabelle (pag. 456) nun auch für die Grundstellung ein entsprechendes Bild zu konstruieren. Die Lagen des Femur in Taf. XXVI, XXVII und XXVIII entsprechen den in XIX angegebenen Extremstellungen des Bänderpräparates und kommen also beim Lebenden kaum allzu häufig vor. Trotzdem sind sie für unsere Zwecke brauchbar. Unsere Angaben über die Mittelstellung und vier verschiedene Extremstellungen sollen nur einen ersten Einblick gewähren in die Art und Weise, nach welcher die Muskelwirkung von Stellung zu Stellung sich ändert.

Ich gehe nun zur Besprechung der Wirkungsweise der einzelnen Muskeln in den verschiedenen Stellungen über, und bitte den Leser, die in Taf. XIX—XXVIII niedergelegten Daten zum Vergleich heranzuziehen.

Glutaeus maximus. Nicht alle auf den Glutaeus maximus sich beziehenden Angaben der Tafeln sind ganz genau. Dieselben betreffen nämlich die mittleren Fasern des Muskels, welche bei der Beuge- und Adduktionsstellung am Trochanter maior ziemlich stark abbiegen. Diesem Umstand ist im Globusmuskelphantom nicht Rechnung getragen worden. Am grössten ist der Fehler für die längsrotierende Wirkung und für die Stellungen auf Taf. XXV, XXVI und XXVIII. Um den natürlichen Verhältnissen gerecht zu werden, müsste man sich den Ansatzpunkt des Muskels an der Femurplatte für diese Lagen an die hintere Peripherie des Trochanter maior verlegt denken. Ich habe nun nachträglich auch noch die obere Randportion des

Muskels, für welche keine starke Rollenwirkung in Betracht kommt, am Modell dargestellt und untersucht und sodann den ganzen Muskel am Präparat studiert. Es hat sich Folgendes ergeben:

a) Der Glutaeus maximus, welcher als Auswärtsrotator gilt, übt diese Wirkung mit allen seinen Fasern nur in der Grundstellung aus. Bei *M* 50°; *P* 0°; *D* 0° wird die auswärtsrotierende Wirkung der oberen Fasern gleich null und bei weitergehender Beugung wandelt sie sich in eine einwärtsrotierende um. — Während nämlich in der Grundstellung die Zugrichtungen sämtlicher Fasern an der hinteren äusseren Seite der Längsachse vorbei nach vorn und aussen absteigen, fällt letztere bei *M* 50°; *P* 0°; *D* 0° mit der Kraftebene der oberen Portion zusammen. Bei noch stärkerer Beugung tritt sie mit dem proximalen Schenkel (d. h. ihrer rumpfwärts vom Gelenk liegenden Verlängerung) aus derselben an der Hinterseite heraus; die Zugrichtung der oberen Portion geht dann absteigend vorn an der Längsachse vorbei von der Vorderseite zur Rückseite des Beins.

Wird nun in dieser starken Beugestellung das Bein einwärtsrotiert, so rückt der Ansatzpunkt der oberen Fasern (den man sich vorn oben am Trochanter maior denken kann) an der Längsachse des Beins vorbei nach vorn und innen, bis schliesslich Ursprung und Ansatz in derselben Längsebene des Beins liegen. Dabei wird also die einwärts rotierende Wirkung vermindert und aufgehoben. Bei noch stärkerer Einwärtsdrehung des Beins müsste wieder eine auswärtsrotierende Wirkung an diesen oberen Fasern eintreten.

b) In höheren Beugestellungen wird für alle Fasern, die nicht gerade der Ab-Adduktionsmeridianebene parallel laufen, die längsrotierende Wirkung, sei dieselbe aus- oder einwärtsdrehend, im Verhältnis zu der nicht längsrotierenden Drehwirkung um eine Querachse grösser bei der Abduktion, kleiner bei der Adduktion, weil sich im ersteren Fall die Kraftebene

zur Längsachse mehr quer stellt. Es verschiebt sich bei Ab-Adduktion der Ansatzpunkt parallel der Meridianebene und nähert sich bei Abduktion dem Ursprungspunkt, während er sich bei der Adduktion von demselben entfernt.

c) Letzteres gilt aber nur für die Fasern, welche ein abduktorisches Moment haben. Es geht jedoch nicht für alle Portionen des Muskels die Zugrichtung oben und aussen an der sagittalen Querachse (der Ab-Adduktionsachse) vorbei, sondern, wenn das Femur nur wenig gebeugt ist, liegt der hintere Schenkel dieser Sagittalachse über und nach aussen von einem Teil der unteren Randfasern; und bei der Grundstellung und stärksten Extension liegt ein noch grösserer Teil, mehr als die Hälfte des Muskels, unterhalb der sagittalen Achse. Dieser Teil wirkt natürlich adduzierend und seine auswärtsrotierende Nebenwirkung nimmt, wenigstens so lange er von oben nach unten geht, bei der Abduktion nicht zu, sondern ab (vergl. unten den M. biceps). Duchenne streitet nun aber mit Unrecht dem Glutaeus maximus jede abduzierende Wirkung ab. Die oberen Fasern dieses Muskels liegen schon bei der Grundstellung, wo bezüglich der Wahl der Ab-Adduktionsachse kein Missverständnis obwalten kann, deutlich oberhalb der letzteren. Bei stärkerer Beugung haben auch schon die alleruntersten Fasern ein abduktorisches Moment.

Dass der Muskel beim Stehen auf einem Bein zur Fixation des Beckens mitwirkt, scheint mir ausser Zweifel zu sein. Es ist allerdings richtig, dass sein grösserer unterer Teil in dieser Stellung sich nicht kontrahiert, weil er adduzierend wirken würde. Daraus ist aber nicht der Schluss zu ziehen, dass der ganze Muskel unthätig sei. Seine verschiedenen Teile können sehr wohl verschieden erregt sein und thatsächlich ist auch nach Beobachtungen, welche wir an uns selbst und Anderen gemacht haben, in der genannten Lage seine obere Portion gespannt.

d) In der Grundstellung haben sämtliche Portionen des Muskels Extensionswirkung, da sie hinter der Flexions-Extensionsachse zum Femur ziehen. Mit fortschreitender Beugung wird aber die extendierende Komponente des Kraftmomentes kleiner, während namentlich die adduktorische wächst. Schliesslich rücken die oberen Fasern über die genannte Drehachse hinaus und beginnen nun zu flektieren. Besonders deutlich wird aber diese Funktionsänderung, wenn in starker Beugestellung das Bein einwärts rotiert ist. Bei starker Einwärtsrotation haben die obersten Fasern schon in der Grundstellung ein flektorisches Moment.

Glutaeus medius. Die Resultate unserer Untersuchung über die Wirkung des Glutaeus medius stimmen, wenigstens für die Grundstellung, mit denjenigen Duchenne's überein. Während der Muskel gewöhnlich als ein Abduktor schlechtweg betrachtet wird, giebt der genannte Autor an, dass seine vordere Portion ausser der Abduktionswirkung noch eine beugende und einwärtsrotierende, seine hintere noch eine streckende und auswärtsrotierende Funktion besitze.

a) Dies lässt sich auch für die Grundstellung leicht erklären. Die vorderen Fasern ziehen vom Ursprung zum Ansatz schräg abwärts nach hinten, und zwar vorne an der Flexions-Extensionsachse vorbei, während die viel zahlreicheren hinteren in ihrem von hinten nach vorn absteigenden Verlauf hinter dieser Achse durchgehen. Ferner kreuzt die Zugrichtung der ersteren die Längsachse an der vorderen Seite, während die der hinteren an der Längsachse hinten vorbeiläuft.

b) Die hinteren Fasern haben in der Grundstellung ein auswärtsrotierendes Moment, und zwar ein ziemlich starkes. In der Mittelstellung (s. Taf. XXV) wird die Wirkung bereits einwärtsrotierend, bei weiterer Beugung und auch bei Abduktion in noch höherem Mass. Die Erklärung dafür ist die gleiche wie für

das analoge Verhalten der vorderen oberen Fasern des Glutaeus maximus, welche ja auch ähnlich entspringen, verlaufen und enden wie die unter ihnen liegenden hinteren Fasern des Glutaeus medius. In extremen Flexions- und Abduktionsstellungen rotiert also auch der hintere Teil des Muskels einwärts.

c) Duchenne macht ferner die Angabe, dass die abduzierende Wirkung der vorderen Fasern bei Beugung des Beins sich in eine adduzierende verwandle. Eine Erklärung für dieses Verhalten bringt er nicht bei. — Wie aus den Tafeln zu entnehmen ist, vermindert sich wirklich die abduzierende Wirkung der genannten Fasern bei der Beugung; ein adduzierendes Moment zeigt sich aber erst in extremer Flexionsstellung. Den Grund dafür kann man sich folgendermassen klar machen: Unsere Ab-Adduktionsachse liegt stets quer zum Femur in der Sagittalebene. Während sie nun in der Grundstellung horizontal von vorn nach hinten unter dem ganzen Muskel durchgeht, hebt sich bei der Beugung ihr vorderer Schenkel und nähert sich dem vorderen Rand des Muskels, um schliesslich bei extremer Beugestellung in denselben einzutreten.

d) Die Tafeln geben endlich auch Aufschluss über das relative Grössenverhältnis der nicht längsrotierenden (Flexions- und Abduktions-)Komponenten. Man sieht z. B., dass die vorderen Fasern des Glutaeus medius in der extremen Flexionsstellung ein fast rein flektierendes Moment haben. Auch in extremer Ab- und Adduktionslage ist die flektierende Wirkung grösser, als die extendierende, während in der Mittelstellung beide gleich gross sind. In der Grundstellung endlich überwiegt die Abduktionswirkung.

Dass die flektierende Wirkung dieser Fasern mit der Beugung wächst, lässt sich so erklären: Wenn das Bein von der Grundstellung aus sich nach oberen Meridianen begiebt, so rückt der Ansatzpunkt derselben nach vorn zu von der Flexions-

Extensionsachse ab. Infolge dessen stellt sich die Kraftebene mehr senkrecht zu dieser Achse.

Glutaeus minimus. Dieser Muskel verhält sich im ganzen ähnlich wie der Glutaeus medius.

a) Schon in der Grundstellung haben die vorderen Fasern, abgesehen von der abduzierenden Wirkung, die Fähigkeit, das Bein zu beugen und einwärts zu rotieren. Weil sie aber noch mehr schräg von vorn nach hinten gehen als diejenigen des Glutaeus medius, so bildet ihre Kraftebene mit der sagittalen Achse einen noch kleineren Winkel und ihr Abduktionsmoment ist deshalb verhältnismässig klein.

Sie werden auch bei der Beugung von dem vorderen Schenkel der sagittalen Querachse früher erreicht (bei *M* 80°, *P* 0°, *D* 0°) und dies um so eher (schon bei *M* 60°), wenn dabei das Bein adduziert wird, da sie wegen dieser Adduktion nach innen gegen den vorderen Schenkel der Sagittalachse rücken. In der extremen Flexionsstellung wird ferner das adduzierende Moment gegenüber dem flektierenden grösser, als dies bei den vorderen Fasern des vorigen Muskels der Fall war.

b) Die hintern Fasern des Glutaeus minimus wirken im allgemeinen abziehend und streckend. Von entscheidendem Einfluss auf die letztere Funktion sind aber die Werte von *D* und *P*. Bei maximaler Einwärtsrotation kann bereits in der Grundstellung die Zugrichtung dieser Fasern über die Flexions-Extensionsachse hinaus nach vorn rücken, so dass ihre Wirkung eine flektierende wird. Das Gleiche wird in der Beugestellung durch die Adduktion bewirkt. In beiden Fällen verschiebt sich der Muskelansatz stark von hinten nach vorn und innen, und wenn auch im letzteren Fall der äussere Schenkel der Flexions-Extensionsachse ebenfalls mit nach vorn geht, so nähert sich demselben die Zugrichtung trotzdem und tritt schliesslich durch ihn hindurch an seine vordere und obere Seite.

Der hintere Teil des Muskels hat nur in der Grundstellung und extremen Adduktionsstellung ein auswärtsrotierendes Moment. In der Mittelstellung ist die längsrotierende Wirkung gleich null und in der extremen Abduktions- und Flexionslage wird sie zur Einwärtsrotation.

Die Längsachse, welche in der Grundstellung vorn an diesen Fasern in die Höhe geht, senkt sich mit ihrer proximalen Verlängerung bei der Flexion durch dieselben hindurch nach hinten und bei der Abduktion nach innen.

In dieser Hinsicht verhält sich die hintere Portion des Glutaeus minimus wie diejenige des medius und wie die vordere Randportion des maximus.

Piriformis. In der Grundstellung geht die Längsachse des Femur vor dem Muskel in die Höhe, die sagittale Achse liegt nach innen und unten, die Flexionsachse über und nach vorn von ihm; alle drei Achsen kreuzen sich mit seiner Zugrichtung und schneiden die Kraftebene derselben: Der Muskel rotiert auswärts, abduziert, flektiert.

Bei der Beugung senkt sich die proximale Verlängerung der Längsachse nach hinten, trifft schliesslich den Muskel und geht bei noch stärkerer Beugung unter ihm durch nach hinten, während die Flexionsachse an der gleichen Stelle bleibt und die sagittale Achse nach hinten noch weiter unter den Muskel hinabsinkt. Der Piriformis ist nun aus einem Auswärtsrotator zu einem Einwärtsroller geworden.

Bei der Adduktion des so gebeugten Beines rückt nun aber der proximale Schenkel der Längsachse nach aussen gegen den Muskel und gelangt schliesslich (bei nicht allzugrosser Beugung) wieder an die andere, jetzt äussere Seite des Muskels und seiner Kraftebene: Der Piriformis rollt jetzt wieder auswärts.

In einem bestimmten Moment der gegenseitigen Durchkreuzung fallen Kraftebene und Längsachse zusammen, und der Muskel hat dann gar keine längsrotierende Wirkung.

Umgekehrt wird in der Beugestellung durch Abduktion das einwärtsrotierende Moment vergrössert.

In Extensionsstellungen bleibt trotz stärkster Adduktion oder Abduktion die Längsachse an der Vorderseite des Muskels und dessen Wirkung bleibt eine auswärtsrotierende.

Die sagittale Querachse bleibt in allen Lagen des Femur an der innern untern, die Flexions-Extensionsachse ebenso stets an der vordern Seite des Muskels. Derselbe ist also immer Abduktor und Extensor. Doch ist die extendierende Wirkung bei starker Beugung und Einwärtsrotation sehr gering.

Obturator internus. a) In der Grundstellung hat das Kraftmoment des Obturator internus eine der grössten auswärtsrotierenden Komponenten. Dieselbe nimmt aber, wie beim Piriformis, mit der Beugung des Femur ab und ist in extremer Flexion gleich null, da hier Kraftebene und Längsachse zusammenfallen.

b) Der Muskel wird gewöhnlich für einen Adduktor gehalten. Dies ist richtig für die Grundstellung und geringe Grade der Beugung, wo die sagittale Querachse über dem Muskel und aussen an ihm vorbei nach hinten geht. Doch ist auch bei maximaler Extension die adduktorische Komponente gering. Erreicht aber die Beugung 40°, so ist die adduzierende Wirkung gleich null, und bei stärkerer Beugung (Taf. XXV—XXVIII) ist der Muskel Abduktor.

c) Die extendierende Wirkung ist in der Grundstellung, wie zu erwarten, ebenfalls gering, da die Hauptwirkung sich in Längsrotation äussert. Sie wird in mittleren Beugestellungen etwas grösser und bei stärkerer Beugung wieder kleiner.

d) Die auswärtsrotierende Komponente nimmt bei der Beugung zunächst nur wenig ab und vermindert sich erst bei starker Beugung rascher, während die abduktorische Wirkung an ihre Stelle tritt. Die Resultierende aus allen drei Komponenten um

die drei Achsen muss natürlich immer das gleiche Kraftmoment um eine einzige Drehachse ergeben.

Quadratus. In der Grundstellung hat der Quadratus eine starke auswärtsrotierende und adduzierende und eine sehr schwache flektierende Wirkungskomponente, letzteres, weil die Kraftebene des Muskels mit der Flexionsachse einen viel kleineren Winkel bildet, als mit den beiden andern Achsen. Immerhin geht die Zugrichtung deutlich schräg nach hinten unter der erstgenannten Achse durch vom Ursprung zum Ansatz. Das flektierende Moment geht aber schon bei geringer Beugung des Femur in ein extendierendes über, das bei weiterer Beugung grösser wird. Dabei nimmt für die obern Fasern das adduzierende Moment ab und wird zuletzt gleich null, da sich der hintere Schenkel der sagittalen Querachse diesen Fasern und ihrer Kraftebene immer mehr nähert.

Obturator externus. Wir haben für die Grundstellung den Muskelfaden des Phantoms, welcher dem untern Rand des Obturator externus entspricht, nicht berücksichtigt, weil der letztere bei Extension sich um den Schenkelhals aufrollt und dieser Umstand am Phantom nicht zur Geltung kommt.

Der Muskel ist jedenfalls schon in der Grundstellung kein starker Beuger. Seine untern Fasern erlangen bei einer geringen Beugung (fast von *M* 30° an) eine Zugrichtung, welche unter der Flexionsachse durch vom Ursprung zum Ansatz nach aussen und vorn geht und beginnen dann also extendierend zu wirken.

Ileopsoas. Nach A. Fick rotiert in der Grundstellung der Ileopsoas einwärts. Ich erhalte aber, in Übereinstimmung mit Duchenne, für denselben in dieser und überhaupt in fast allen Lagen des Beines ein auswärtsrotierendes Moment. Es liegt in der Grundstellung der Ansatz des Muskels nach hinten und allerdings auch etwas nach aussen von der Längslinie; der Muskel tritt aber von der Vorderseite des Gelenkes nicht bloss in stark nach hinten und unten, sondern auch nach der Seite

gerichtetem Verlauf zum Ansatz. So kommt es, dass die Längsachse des Femur aussen an der Mittellinie des Muskels aufsteigt und sogar den äussern Rand desselben trifft.

Dementsprechend fand ich, und in dem Punkt sehe ich mich im Widerspruch sowohl mit Duchenne, als mit A. Fick, dass der Muskel ein nicht unbedeutendes adduktorisches Moment besitzt. Und zwar ist dasselbe, wie auch das auswärtsrotierende, für die mediale Randportion grösser, als für die laterale. Es wird durch Beugung, Einwärtsrotation, Abduktion vergrössert. Bei der Beugung rückt der Ansatz nach vorn, bei Abduktion nach aussen, bei Einwärtsrotation nach vorn und aussen. Dies alles trägt dazu bei, die Zugrichtung nach aussen vorzuschieben und die Kraftebene, die schräg nach rückwärts absteigt, zur Sagittalachse mehr senkrecht zu stellen.

Das auswärtsrotierende Moment wird bei Auswärtsrotation des Femur grösser, weil der Muskelansatz dabei stark hinter der Längsachse durch nach innen rückt und die Zugrichtung und mit ihr die Kraftebene von dieser Achse abdrängt. Bei Einwärtsrotation findet das Gegenteil statt: Die auswärtsrotierende Wirkung wird bald (nämlich wenn Kraftebene und Längsachse zusammenfallen) gleich null und bei weiterer Drehung zu einer einwärtsrotierenden. Es wäre nun wohl möglich, dass individuelle Verschiedenheiten vorkommen und im einen Fall diese Umwandlung der Drehwirkung später, im andern früher, vielleicht schon bei $D\,0^{\circ}$, erfolgt. Die ganze Frage hat übrigens wirklich keine grosse praktische Bedeutung. Die Hauptwirkung des Ileopsoas ist und bleibt die flektierende.

Pectineus. a) A. Fick vindiziert dem Pectineus für die Grundstellung eine einwärtsdrehende Wirkung. Ich finde, wie Duchenne, ein allerdings schwaches auswärtsrotierendes Moment. Dasselbe wächst aber rasch, wenn das Femur auswärts rotiert wird. Auch bei diesem Muskel liegt nämlich, wie beim vorigen der Ansatz am Femur nach hinten und noch deutlicher nach

aussen von der Längsachse, die Zugrichtung geht hinter ihr vorbei von innen nach aussen.

Das auswärtsrotierende Moment vergrössert sich ferner, wenn man den Oberschenkel beugt. Der Ursprung des Muskels bleibt gegenüber dem Femur relativ zurück. Zugrichtung und Kraftebene schwenken gleichsam um die Verbindungslinie von Muskelansatz und Gelenkmittelpunkt (den Insertionsradius) als Achse nach rückwärts, und entfernen sich von der Längslinie, am meisten unten, wo sie von der letztern von vornherein am weitesten abstehen. Die Kraftebene richtet sich dabei gegenüber der Längslinie mehr auf.

b) Der Muskel hat in der Grundstellung Flexionswirkung. Dieselbe nimmt aber mit zunehmender Beugung des Femur ab und wird bei extremer Beugestellung sozusagen gleich null. Es sinkt dabei die über die Verbindungslinie von Ursprung und Gelenkmittelpunkt (den Ursprungsradius) hinaus verlängerte Kraftebene nach hinten herab und nähert sich dem innern Schenkel der Flexions-Extensionsachse, d. h. der Neigungswinkel dieser letztern zur Kraftebene wird kleiner und schliesslich zu null.

Adductor brevis. Dieser Muskel verhält sich ähnlich wie der Pectineus.

a) Auch er verläuft in der Grundstellung hinter der Längsachse vorbei zur Linea aspera femoris und hat ein wenn auch geringes auswärtsrotierendes Moment, das durch Auswärtsrotation und Beugung vergrössert wird.

b) Sein Flexionsvermögen hört schon bei M 50° auf und wird bei stärkerer Beugung zu einem extendierenden. Die obere Verlängerung der Kraftebene schwenkt durch den inneren Schenkel der Flexionsachse hindurch nach hinten und unten.

Adductor magnus. a) Duchenne spricht diesem Muskel eine beugende oder streckende Wirkung ab. Ich muss aber die Angabe von A. Fick, dass in der Grundstellung seine obere

Portion flektiert, die untere extendiert, bestätigen. Das beugende Moment der ersteren wird jedoch, wie dasjenige des Adductor brevis, geringer bei der Beugung, ist bei *M* 50° gleich null und wird bei noch stärkerer Beugung durch ein extendierendes Moment ersetzt. Die proximale Verlängerung der Kraftebene über den Ursprungsradius hinaus sinkt dabei nach hinten hinab, zuerst in, dann unter die Flexionsachse. Die streckende Momentkomponente der unteren Fasern nimmt dagegen mit der Beugung nur im Anfang zu, nachher aber wieder etwas ab. Im Anfang nämlich ist es ein proximal von dem Ursprungsradius gelegener Radius, welcher von allen Radien der Kraftebene und ihrer Verlängerung dem inneren Schenkel der Flexions-Extensionsachse zunächst liegt. Bei einem gewissen Grade der Beugung aber ist es der Ursprungsradius selbst und bei noch stärkerer Beugung ein Radius der Kraftebene distalwärts vom Ursprungsradius. Es verringert sich jetzt bei dem Fortschritt der Beugung der Neigungswinkel zwischen Flexions-Extensionsachse und Kraftebene.

b) Die oberen Fasern des Muskels rotieren, da ihre Zugrichtung von innen nach aussen hinter der Längsachse vorbei geht, auswärts.

Duchenne giebt an, dass die unteren Fasern erst bei gebeugtem Oberschenkel einwärts rotieren. Ich finde, dass dieselben schon in der Grundstellung von hinten nach vorn innen an der Längsachse vorbeiziehen und also bereits einwärtsrotierende Funktion haben.

Da aber ihre Kraftebene mit der Längsachse viel weniger divergiert, als die der oberen Fasern, so ist auch ihre längsrotierende Wirkung viel geringer. Um so mehr überwiegt bei ihnen die drehende Wirkung um eine Querachse; und zwar nimmt nach unten hin die extendierende Wirkung mehr zu als die adduzierende, weil die unteren Fasern am Becken auch weiter hinten entspringen.

Adductor longus. Wie der Pectineus, Adductor brevis und obere Teil des Adductor magnus ist der Adductor longus in der Grundstellung nicht bloss Adduktor, sondern auch Flexor. Auch er verliert seine beugende Funktion in höheren vorderen Meridianstellungen des Beins (sie ist null bei M 70°), um bei weiterer Beugung zum Extensor zu werden. Sein längs-(auswärts-) rotierendes Moment ist beinahe null.

Gracilis. Der Muskel beugt ebenfalls in der Grundstellung und wird schon bei Beugung über 20° hinaus zum Extensor.

Semitendinosus, Semimembranosus und Biceps. Alle drei Muskeln extendieren und adduzieren. Ein kleines längsrotierendes Moment ist ohne Bedeutung. Ihre Adduktionswirkung wächst bei zunehmender Abduktion, die extendierende bei zunehmender Flexion, die eine natürlich immer auf Kosten der anderen, da es sich auch hier, wie bei allen vorhergehenden Untersuchungen, nur um das relative Verhältnis der Drehmomente um drei Achsen handelt.

Der angeführte Einfluss der Abduktion wird begreiflich, wenn man sich vergegenwärtigt, dass bei derselben sich die Kraftebene immer mehr frontal und folglich auch mehr quer zur Ab-Adduktionsachse stellt.

Die Angelegenheit ist aber komplizierter, als sie auf den ersten Blick erscheint.

Zur genauen Untersuchung derselben müssen wir auch hier, wie es bei den anderen Muskeln und besonders bei den Adduktoren geschehen ist, das Wesentliche bei der gegenseitigen Lageveränderung der Achsen und Kraftebenen zu erfassen und klarzulegen suchen.

Wir haben dort bereits die Bezeichnungen Ursprungs- und Ansatzradius eingeführt und von der Kraftebene im engeren Sinne, welche von Ursprungs-, Ansatzradius und der Zugrichtung eingeschlossen wird, ihre proximale Ver-

längerung über den Ursprungsradius und ihre distale Fortsetzung über den Ansatzradius hinaus unterschieden. Es wurde ferner an der Längsachse unterschieden ein proximaler und ein distaler Schenkel, an der Sagittalachse ein vorderer und ein hinterer, an der Flexionsachse ein innerer und äusserer; der Gelenkmittelpunkt bildet die Grenze. Es giebt nun immer in einer Kraftebene oder ihren Verlängerungen eine durch den Gelenkmittelpunkt gehende Linie, welche unter allen anderen gegenüber einer bestimmten Gelenkachse am wenigsten divergiert. Man könnte sie als Nahelinie der Kraftebene für die betreffende Achse bezeichnen.

Es lassen sich nun folgende zwei allgemeine Gesetze aufstellen: 1. Durch eine Stellungsänderung wird das Moment eines Muskels für irgend eine Achse vergrössert, wenn der (spitze) Winkel zwischen dieser Achse und der Nahelinie der Kraftebene grösser wird.

2. Mit Bezug auf die Achse, um welche die Stellungsänderung sich vollzieht, wird das Moment des Muskels vergrössert, wenn die Nahelinie in der proximalen Fortsetzung der Kraftebene liegt, verkleinert, wenn sie in die Kraftebene selbst fällt.

Wenden wir nun diese Sätze auf die drei genannten Muskeln an.

Der Ursprungsradius der letzteren läuft steil nach unten und hinten, auch etwas einwärts, zum Tuber ischii, der Ansatzradius zum Knie. In der Grundstellung liegt die Nahelinie der Kraftebene für den hinteren Schenkel der Sagittalachse in der proximalen Verlängerung, einwärts von der Achse; ebenso diejenige für den inneren Schenkel der Flexionsachse, von der sie nach hinten zu liegt. Bei Flexion schwenkt die Kraftebene um den Ursprungsradius als Achse nach vorn innen ab, und die proximale Fortsetzung rückt in umgekehrter Richtung von dem benachbarten Schenkel der Flexions-Extensionsachse weg und gegen die sagittale Achse hin. Der Winkel der Nahelinie

zur Flexions-Extensionsachse wird grösser, die Kraftebene stellt sich mehr quer zu derselben, das Flexionsmoment nimmt zu; aus derselben Ursache wird umgekehrt das Adduktionsmoment kleiner.

Wird bei geringer Beugestellung eine Abduktion ausgeführt, so schwenkt dagegen die Kraftebene um den Ursprungsradius nach aussen und hinten, die proximale Verlängerung nach vorn innen. Der Abstand der Nahelinie vom hinteren Schenkel der sagittalen Achse wächst, also auch das adduktorische Moment.

Bei starker Beugung aber, wenn der hintere Schenkel der sagittalen Achse sich bis neben den Tuber ischii hinab gesenkt hat, kommt die Nahelinie nicht mehr in die Verlängerung der Kraftebene, sondern in diese selbst zu liegen. Dann nähert sie sich bei der Abduktion der Achse, und das adduktorische Moment wird kleiner. Für den Biceps, dessen Zugrichtung mehr schräg nach aussen geht, als die des Semitendinosus und Semimembranosus wird dieses Verhältnis schon bei geringern Beugegraden eintreten. Seine Zugrichtung und Kraftebene rückt bei Abduktion von innen her gegen die Abduktionsachse hin und kann schiesslich mit derselben zusammenfallen.

Rectus femoris und Tensor fasciae s. Taf. XXIII bis XXVIII.

Zum Schluss sei nochmals hervorgehoben, dass wir in den obigen Untersuchungen mit Absicht nur die Lage der Kraftebenen zu den Drehachsen berücksichtigt und den Abstand der Zugrichtungen von den Achsen vernachlässigt haben. Für uns handelte es sich nur darum, das resultierende Drehmoment in seine drei Komponenten zu zerlegen und das relative Grössenverhältnis der letztern zu bestimmen. Dies Verhältnis bleibt für den einzelnen Muskel stets gleich, mag nun die resultierende Kraft gross oder klein sein oder an einem langen oder kurzen Hebelarm

wirken. Erst wenn man die Drehmomente verschiedener Muskeln vergleichen will, muss man bezüglich der im einzelnen Muskel wirkenden Kräfte oder Kraftmomente bestimmte Voraussetzungen machen.

Die Bestimmung der drei Momentkomponenten um die Ab-Adduktions-, Flexions-Extensions- und Längsachse für die einzelnen Muskeln scheint uns aber die Hauptaufgabe zu sein. Und diese lässt sich korrekt auf geometrischem Wege lösen. Es könnte jedoch eingewendet werden, dass der Abstand der Muskeln vom Gelenk auch noch ein geometrischer Faktor ist, der berücksichtigt werden sollte; dann bliebe nur noch die Grösse der Spannung im Muskel unbekannt. Dies ist richtig. Es erscheint jedoch einfacher diesen Faktor erst nachträglich zu berücksichtigen. Dazu brauchte nun aber nicht der Abstand der Zugrichtung von jeder einzelnen Achse gemessen zu werden, sondern es würde genügen, die Entfernung der resultierenden Zugrichtung vom Drehpunkt zu bestimmen, da jede Änderung derselben sich an allen drei Komponenten geltend macht.

Diese Änderung wird durch besondere Untersuchungen leicht zu ermitteln sein.

Beschränken wir uns bei der Untersuchung des Muskelpräparates auf die Bestimmung des relativen Verhältnisses der drei Komponenten für jeden Muskel, resp. setzen wir das resultierende Drehmoment für alle Muskeln gleich gross, so berücksichtigen wir gerade das, was am Globusmuskelphantom zum Ausdruck kommt. Die obigen Auseinandersetzungen haben gezeigt, dass am Präparat nur mit Anstrengung Resultate zu gewinnen sind, welche am Phantom spielend erhalten werden.



XV.

DIE

RÜCKBILDUNG DES DOTTERSACKES

BEI

LACERTA AGILIS.

VON

CARL BERSCH.

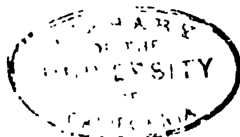
Aus dem anatomischen Institut in Marburg.

Mit 8 Figuren auf Tafel XXIX/XXX.

Es ist bekannt, dass die Embryonen der Vögel und Reptilien einige Zeit vor vollendeter Entwickelung den Dottersack, aus welchem der Fötus einen Teil seines Nährmaterials bezieht, in die Bauchhöhle aufnehmen. Innerhalb dieser macht dann der Dottersack eine vollkommene Rückbildung durch, es schwindet mit der Zeit nicht nur sein Inhalt, sondern auch seine Wand geht schliesslich zu Grunde. Wir irren wohl in der Annahme nicht, dass der in die Bauchhöhle aufgenommene Dottersack dem jungen eben ausgeschlüpften Tiere einen Teil der Nahrung für die erste Zeit seines Daseins liefert. Für den eben ausgeschlüpften Vogel ist das wohl unzweifelhaft der Fall, denn der Dottersack besitzt bei diesem noch eine bedeutende Grösse; bei kleinen Eidechschen ist er, wenn dieselben auskriechen, zwar bereits ausserordentlich reduziert, einen geringen Vorrat an Nährmaterial mag er aber auch hier noch enthalten.

Die Thatsache der Aufnahme des Dottersackes in die Leibeshöhle bei genannten Tieren ist eine so auffällige, dass sie auch den älteren Autoren nicht entgehen konnte. Sie ist vielfach für eine Reihe von Tierformen in einer grösseren Zahl von Arbeiten aus älterer Zeit beschrieben.

Vor einiger Zeit hat Strahl gelegentlich anderer Untersuchungen über die Entwickelung der Reptilien die Beobachtung gemacht, dass trächtige Weibchen von Lacerta vivipara, welche einige Zeit im Terrarium gehalten waren, in diesem ihre Eier



absetzten, dass aber die kleinen Eidechschen, welche alsbald aus den Eiern ausschlüpften, ihren Dottersack nicht in die Leibeshöhle aufnahmen, sondern dass dieselben zugleich mit Eischale, Allantois und Amnion auch den Dottersack abwarfen.

In einer Mitteilung, welche die Entwickelung und Rückbildung des Dottersackes bei Eidechsen zum Gegenstand hatte, (Die Dottersackswand und der Parablast der Eidechse. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie XLV. 2. 1887), hat Strahl diese Beobachtung bekannt gemacht und zugleich den feineren Bau der auf genanntem Wege gewonnenen Dottersäcke beschrieben. Es waren die ältesten Dottersäcke, welche er überhaupt zwecks Untersuchung zur Verfügung hatte, und es ist wohl deswegen gewesen, dass Strahl genauer beschrieb, auf welchem Wege das Material gewonnen war.

Vor kurzem hat H. Virchow in einer Arbeit über das Dotterorgan der Wirbeltiere die Beobachtung von Strahl bestätigt (H. Virchow, das Dotterorgan der Wirbeltiere, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. LIII. pag. 161. Fortsetzung davon im: Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XL pag. 39); er glaubt aber, dass auch Lacerta vivipara ebenso, wie alle anderen bis dahin untersuchten Reptilien, normalerweise den Dottersack in die Bauchhöhle aufnimmt, und dass die von Strahl beobachtete Erscheinung lediglich als eine Folge der durch den Aufenthalt im Terrarium veränderten Lebensbedingungen anzusehen sei.

Der Beweis für die Richtigkeit oder Unrichtigkeit der Virchow'schen Annahme würde selbstverständlich nur dadurch zu führen sein, dass man entweder bei den Embryonen frisch gefangener Tiere oder bei eingefangenen Jungen den Dottersack innerhalb der Leibeshöhle fände. Dass dies möglich ist, wird niemand bestreiten. Wir müssen es aber H. Virchow oder dem Zufall überlassen den Nachweis selbst zu erbringen. Jedenfalls können wir den von Virchow zur Stütze seiner Behaup-

tung angeführten Grund, dass es bei anderen Reptilien auch so sei, nicht als stichhaltig annehmen; denn dass selbst in fundamentalen Entwickelungsvorgängen bei den Reptilien Verschiedenheiten vorkommen, die man a priori nicht erwarten konnte, das lehren z. B. die überaus interessanten Untersuchungen von Mitsukuri (On the foetal membranes of Chelonia: Journal of the College of Sciences imperial university. Japan. Vol. IV) über die Entwickelung des Amnion bei japanesischen Schildkröten (Clemmys japonica und Trionyx japonicus). Mitsukuri fand, dass bei genannten Tieren das Amnion sich nach hinten in einer Weise über den Embryonalkörper verlängert, wie es sonst eigentlich für keine andere Tierform bekannt geworden ist. Und aus dem Umstand, dass eben der Entwickelungsvorgang bei diesen Schildkröten anders ist, als bei anderen bislang untersuchten Reptilien, dürfen wir am Ende nicht auf Richtigkeit oder Unrichtigkeit der Untersuchungen von Mitsukuri schliessen.

Während die gröberen Formverhältnisse des Dottersackes der Reptilien bereits den älteren Autoren bekannt waren, hat es der vervollkommneten Untersuchungstechnik der neueren Zeit bedurft, um die feineren bei der Entwickelung und Rückbildung des Dottersackes auftretenden Vorgänge verfolgen zu können.

Eine Reihe von neueren Autoren hat ihre Aufmerksamkeit auf Untersuchung dieser Entwickelungsvorgänge gewendet, und Mitteilungen über das Verhalten der Dottersackswand in einzelnen Entwickelungsstadien, weiterhin auch über die eigentümlichen innerhalb des Dottersackes vorkommenden sog. parablastischen Zellen gemacht. Weiterhin hat dann Strahl in der oben erwähnten Arbeit eine kurze Übersicht über die gesamte Entwickelung des Dottersackes in frühen und über einzelne der Rückbildungsvorgänge in späten Stadien gegeben; auch hat er sich genauer mit der Herkunft und ferner der Bedeutung

und Fortentwickelung der parablastischen Zellen beschäftigt. Aus den vorhin erwähnten Gründen schliessen seine Untersuchungen, die für die älteren Stadien ausschliesslich an Lacerta vivipara angestellt waren, mit der Schilderung des von den ausgeschlüpften Tierchen abgeworfenen Dottersackes ab.

Die bereits oben erwähnte Arbeit von H. Virchow behandelt den Bau des Dottersackes bei einer Reihe von Reptilien, beschäftigt sich aber, soweit bis jetzt erschienen, vorwiegend mit mittleren Entwickelungsstadien. Virchow schildert das Verhalten der Dottersackswand mit seinen eigentümlichen übrigens bereits den älteren Autoren bekannten Faltungen, weiterhin den Bau der Dottersacksepithelien an den verschiedenen Stellen der Dottersackswand, und endlich die frei innerhalb des Dottersackes gelegenen Zellen. Da Virchow nun bis dahin sich mit ganz anderen Entwickelungsstadien beschäftigt hat, als sie uns zur Untersuchung der nachstehend mitgeteilten Entwickelungsvorgänge zu Gebote standen, so glauben wir auf eine weitere genauere Inhaltsangabe der Abhandlung von Virchow hier verzichten zu dürfen und werden nur an geeigneter Stelle, wenn nötig, auf dieselbe zurückkommen.

Die Embryonen von Lacerta agilis nehmen vor dem Ausschlüpfen den Dottersack in ihre Bauchhöhle auf. Wir haben im vergangenen Herbst Gelegenheit gehabt, eine grössere Zahl frisch eingefangener Eidechschen untersuchen zu können, und haben bei diesen die endgültige Rückbildung des Dottersackes innerhalb der Leibeshöhle der Tiere verfolgen können bis zu den allerletzten Stadien der Rückbildung unmittelbar vor dem Verschwinden. Die Erscheinungen, welche sich hierbei abspielen, würden den Gegenstand der folgenden Mitteilung bilden.

Da der Bau des Dottersackes eines vor kurzem ausgeschlüpften Tierchens in den hauptsächlichsten Punkten mit dem von Strahl für Lacerta vivipara als letztes Stadium beschriebenen

übereinstimmt, so kann unsere Abhandlung in dieser Beziehung als die unmittelbare Fortsetzung der Arbeit von Strahl angesehen werden.

Unser Material bestand aus jungen frisch eingefangenen Eidechschen, welche von Anfang August bis Mitte September eingeliefert waren. Ein Teil der letzten wurde, da die Witterung dem weiteren Fang nicht günstig blieb, im Terrarium gehalten, und das letzte dieser Tiere Anfang November getötet.

Das so erworbene Material ergab durch Eröffnung einer Anzahl frisch gefangener Tiere und durch frische Untersuchung von deren Dottersäcken bereits einen Überblick über eine Reihe von Fragen, welche über die Rückbildung des Dottersackes von Bedeutung sind.

Die völlige Aufzehrung des Dottersackes kann bei den im Terrarium gehaltenen Tieren ziemlich rasch vor sich gehen. Man findet aber oft bei Exemplaren, welche in späterer Zeit getötet waren, frühere Entwickelungsstadien als bei anderen, die eine Zeit lang vorher untersucht waren. Es ist dies erklärbar, da man weiss, dass die Weibchen ja auch ihre Eier nicht alle gleichzeitig ablegen. Ob der Aufenthalt im Terrarium von irgend welchem Einfluss bei der Rückbildung ist, wissen wir natürlich nicht.

Eingehendere Mitteilungen über die Rückbildung des Dottersackes innerhalb der Leibeshöhle bei den Reptilien sind uns bis dahin nicht bekannt geworden. Mitsukuri giebt zwar an, dass er bei den jungen Schildkröten, die er beobachtete, den Dottersack noch ¹/₄ Jahr nach dem Ausschlüpfen gefunden habe; genaueres über die Rückbildungserscheinungen berichtet er aber bis dahin nicht.

Über das Alter der von uns weiterhin zu beschreibenden Tiere können wir keine Angaben machen; wir würden nur, wenn nötig, die Fangzeit angeben können. Aus dieser könnte

man z. B. folgern, dass Tierchen, welche in den ersten Tagen des Augustes gefangen sind, eben ausgeschlüpft sein werden, während andere, die wir Mitte September bekamen, voraussichtlich älter sind. Einen irgendwie sicheren Anhalt für das Alter bieten diese Zeitangaben aber auch nicht, denn es wurden uns noch am 10. Oktober Eidechseneier gebracht, welche bei der Gartenarbeit gefunden waren, und durchaus wohlentwickelte lebende Embryonen enthielten. Wir müssen also annehmen, dass bis in die späte Herbstzeit hinein sich die Entwickelung und das Ausschlüpfen der jungen Tiere verzögern kann. Ob übrigens die Embryonen, welche bis zum Oktober hinein noch nicht zur Reife gelangt sind, überhaupt zum Ausschlüpfen kommen, das erscheint uns etwas zweifelhaft. Die uns vorliegenden am 10. Oktober eingelieferten Eier enthalten Embryonen, deren ziemlich grosser Dottersack noch vor der Bauchhöhle liegt, und welche eine Länge von etwa 45 mm von der Schnauzenspitze bis zum Schwanzende besitzen. Die Entwickelung der Reptilienembryonen im Ei ist nun unzweifelhaft von der Temperatur abhängig, und wir vermögen uns nicht zu denken, wie die bei uns im Oktober einsetzende kältere Witterung die Weiterentwickelung und das Ausschlüpfen der jungen Tierchen erlauben würde. Möglich ist es aber immerhin, dass die Eier im stande wären zu überwintern, und dass alsdann die in der Entwickelung bereits weit vorgeschrittenen Embryonen im kommenden Frühjahr oder Sommer verhältnismässig zeitig ihre Entwickelung vollenden und die Jungen ausschlüpfen.

Eine genaue Altersangabe für die Tiere ist, wie bereits oben erwähnt, nicht möglich, um aber späteren Untersuchern Klagen über Mangel der Anhaltspunkte für die Entwickelungsstadien zu sparen, so sollen für die einzelnen beschriebenen Objekte thunlichst die Längenmasse angegeben werden.

Die uns zur Verfügung stehenden kleinen Eidechsen wurden zumeist unmittelbar nach dem Fange, in anderen Fällen nach

einem kürzeren oder längeren Aufenthalt im Terrarium getötet und entweder soweit notwendig, frisch untersucht, oder für die spätere Untersuchung konserviert. Das letztere geschah bei einem Teil der Tiere so, dass die Bauchhöhle eröffnet, der Dottersack zwischen den Darmschlingen hervorgezogen und dann das ganze Tier fixiert wurde. Um die Teile in situ beobachten zu können, wurde in einer Anzahl von Fällen das Tier hinter den Vorderbeinen quer durchschnitten und dann das entsprechende Stück im ganzen fixiert. Als Fixierungsmittel diente zumeist konzentrierte wässerige Sublimatlösung mit Zusatz von Essigsäure, in wenigen Fällen Pikrinschwefelsäurelösung. Die Nachbehandlung war die bekannte übliche; gefärbt wurde vorwiegend mit Boraxkarmin. Inwieweit bei den gebräuchlichen Behandlungsmethoden die Objekte verändert werden, ist zu bekannt, als dass wir auf eine Schilderung dieser Veränderungen Wert legen könnten.

Zu unserem eigenen lebhaften Bedauern haben wir unsere Untersuchungen nicht auf andere Arten ausdehnen können, sondern uns vorläufig damit begnügen müssen, das uns gebotene Material von Lacerta agilis zu bearbeiten.

Eröffnet man die Bauchhöhle eines jungen etwa Ende August oder Anfang September gefangenen Exemplars von Lacerta agilis, welches vermutlich einige Wochen alt sein wird — einen gewissen Anhalt für die Schätzung des Alters bietet die Beschaffenheit des Hautnabels —, entfernt die vordere Bauchwand vorsichtig und zieht die Darmschlingen ein wenig auseinander, so erhält man ein Bild, wie es in Fig. 1 wiedergegeben ist. Dieselbe zeigt eine der vorgezogenen Darmschlingen, die nach links und unten in das Rektum übergeht. Vor dem in der Tiefe verschwindenden Mastdarm sieht man die Blase, die von den sie überlagernden Bauchdecken nur in ihrem oberen Teil befreit ist. An der vorderen Fläche der Blase befinden sich zwei starke Fettklumpen, die einen tief schwarz pigmentierten Überzug be-

sitzen. Die hinter diesen Fettklumpen hervorsehende Kuppe der Blase ist unpigmentiert. An der Wand der Blase sitzt nahe ihrem oberen Rande ein gestielter Zapfen auf, der in seiner oberen Hälfte lebhaft gelb gefärbt ist, in anderen Fällen, namentlich etwas älteren Entwickelungsstadien, mehr oder minder grosse schwarze Pigmentflecke in der Wand zeigen kann, am Ende seiner Entwickelung in seiner ganzen Oberfläche tief schwarz erscheint. Mit der Spitze dieses Zapfens, den wir weiterhin als Harnblasenzapfen bezeichnen werden, ist der kleine ebenfalls gelb oder braun gefärbte Dottersack durch einen dünnen Faden verbunden, während er nach der anderen Seite durch einen längeren Stiel mit dem Mesenterium vereinigt ist, welch letzteren Aufhängepunkt H. Virchow ebenfalls beschrieben hat. Dieser Stiel verästelt sich zwischen den Mesenterial-Gefässen.

Untersucht man jüngere Stadien, so findet man von dem eben beschriebenen Bilde abweichend: erstens den Dottersack sehr viel grösser, und zweitens die Verbindung desselben mit dem an der Harnblase befindlichen Zapfen nicht durch einen schmalen Stiel, sondern durch eine breite Brücke gegeben, und endlich die Färbung des Dottersackes mehr gelblich heller und ohne den braunroten Stich der späteren Zeit. Mit fortschreitender Entwickelung dagegen verändert sich das Bild so, dass in einer Reihe von Fällen der Zusammenhang des distalen Endes des Dottersackes mit dem Harnblasenzapfen vermisst wird, während beide sich noch in ähnlichen Entwickelungsverhältnissen befinden, wie es Fig. 1 darstellt. Bei weiterer Rückbildung kommt es in der Mehrzahl der Fälle zu einer viel rascheren Reduktion des Dottersackes als des Harnblasenzapfens. Wir haben den letzteren unter allen untersuchten jungen Eidechschen nur bei einem einzigen im Terrarium gehaltenen Tiere vermisst, bei welchem der Dottersack noch vorhanden war. Er pflegt sich sonst unter zunehmender stärkeren Pigmentierung und einer ganz geringen Verkleinerung nicht nur bei den wachsenden Tieren lange zu

halten, sondern wir konnten ihn auch bei sechs auf diesen Punkt untersuchten völlig ausgewachsenen Tieren noch in vier Fällen in seiner früheren Lagerung und Beziehung zur Blase nachweisen. Zweimal sass er als ein kleiner schwarzer Körper an der Spitze der Blase, sich auf dem sonst pigmentfreien Blasenscheitel ausserordentlich scharf abhebend. In dem dritten Falle war er der Blase durch einen längeren schwarzen Stiel angeheftet. Die Rückbildung des Dottersackes, soweit sie sich makroskopisch verfolgen lässt, geht bei den im Terrarium gehaltenen Tierchen in einigen Wochen vor sich. Bei einem am 6. X. getöteten Tiere vermissten wir den Dottersack ganz.

Das letzte, was wir vom Dottersacke, bei einem am 10. Oktober getöteten Tiere, sahen, giebt Fig. 2, bei gleicher Vergrösserung wie Fig. 1 gezeichnet, wieder. Die Figur zeigt eine Darmschlinge mit einem entsprechenden Stück Mesenterium, und an diesem hängend den letzten Rest des Dottersackes als einen kleinen Körper, den wir seiner Form nach am besten mit einer kurzen Thermometerröhre vergleichen möchten. Die kleine drehrunde Kugel ragt frei in das Innere der Leibeshöhle hinein, der Stiel ist sehr stark pigmentiert und sitzt mit zwei divergierenden Schenkeln dem Mesenterium auf, welche Schenkel sich zum Teil ebenso wie in früherer Zeit an die Verästelung von Blutgefässen anschliessen.

Ehe wir zur Darstellung der feineren, innerhalb des Dottersackes und seiner Wand sich abspielenden Vorgänge der Rückbildung kommen, sei noch einmal der eigentümlichen Verbindung des Dottersackes mit der Harnblase gedacht. Wir müssen dabei von vornherein sagen, dass wir bis dahin eine sichere Auskunft über die Art und Weise, wie dieselbe entsteht, nicht geben können.

Die einzige Andeutung einer festeren Verbindung von dem System der Allantois mit demjenigen des Dottersackes finden wir nach völliger Entwickelung der Allantois, also wenn dieselbe

die ganze Innenfläche des Eies umwachsen hat, an dem distalen Pol von Allantois und Dottersack.

Hier zeigen wenigstens die Gefässsysteme der beiden Säcke einen sehr innigen Zusammenhang der bereits vor vielen Jahren Studiati, dann unabhängig von diesem Strahl (Marburger Sitzungsberichte 1884 Nr. 4) und ganz neuerdings Giacomini (Contributo alla migliore conoscenza degli annessi fetali nei Rettili. Monitore zoologico ital. 1892 Nr. 6) zu der Annahme eines Zusammenhanges von Allantois- und Dottersacksgefässen geführt hat.

Eine Thatsache, von der man sich bei Untersuchung frischen Materials leicht überzeugt, ist, dass am distalen Pol des Dottersackes Gefässe aus dessen Wand austreten, um auf die Allantois überzugehen. Der Lagerung nach muss man annehmen, dass es sich hier um Dottersacksgefässe handelt, welche auf die Allantois übergehen. Die Möglichkeit besteht allerdings noch, dass die fraglichen Gefässe der inneren Allantoislamelle angehörten und sich mit dieser in die Tiefe des Dottersackes einsenkten. Wie dem auch sei, auf alle Fälle ist hier eine festere Verbindung der Allantois mit dem Dottersack gegeben, von der aus es später zur Bildung des Blasenzapfens kommen könnte; wie und ob es geschieht wissen wir allerdings bis jetzt nicht, und ist uns auch ebenso wie Virchow der Mechanismus der Aufnahme des Dottersackes in die Leibeshöhle bis dahin aus unserem Material nicht ersichtlich gewesen.

Wie innig der Zusammenhang zwischen Dottersack und Allantois übrigens an der fraglichen Stelle ist, geht auch daraus hervor, dass wir sogar in den Zellen der Allantoiswand grosse Dotterelemente in reichlicher Zahl vorfanden, eine Beobachtung, auf die wir bei anderer Gelegenheit zurückkommen werden.

Die meisten der feineren Vorgänge, welche sich bei der Rückbildung des Dottersackes abspielen, lassen sich natürlich

nur feststellen, wenn man Durchschnitte aus geeigneter Entwickelungszeit untersucht. Wir wollen in dem Folgenden eine Anzahl solcher aus der Reihe unserer Schnittpräparate schildern. Wir bemerken dabei im voraus, dass wir uns in der Terminologie an die früher von Strahl gebrauchte halten werden, und dass wir demgemäss die Epithelzellen der Dottersackswand mit diesem Namen oder als Entoblastzellen bezeichnen, und dass wir diesen als parablastische gegenübersetzen die sämtlichen Zellen, welche wir als frei innerhalb des Dottersackes liegend erkennen. Es erscheint uns diese Terminologie hinreichend klar und deutlich, um dem Leser eine Vorstellung von dem zu geben, was wir sagen wollen. Ausserdem ist die Bezeichnung bereits von früheren Autoren in ungefähr gleichem Sinne gebraucht. Eine Verwechselung mit der His'schen Terminologie dürfte ausgeschlossen sein, und eine Verständigung liesse sich, wie uns scheint, leicht erzielen, wenn sich die späteren Autoren den älteren anschlössen und nicht jeder wieder seine neue Terminologie für alte Sachen schaffen wollte. Speziell die von Virchow in seiner oben erwähnten Arbeit angegebenen Bezeichnungen scheinen uns nach unserer Auffassung eine Vereinfachung und auch eine Verbesserung nicht zu enthalten. Da wir gestützt auf die Untersuchungen von Strahl annehmen, dass die sämtlichen innerhalb des Dottersackes frei gelegenen Zellen nur ein verschiedenes Entwickelungsstadium und verschiedene physiologische Zustände einer einzigen Zellformation angehören, so halten wir eine Zusammenfassung derselben für durchaus angebracht. Eine Scheidung, wie sie Virchow wünscht, bei der Dotterzellen, Dottersacksepithelzellen, Merocyten (protoplasmaarme und protoplasmareiche) Lecithodermzellen, dotterfreie Zellen des Lecithodermrandes, kleinste dotterfreie Zellen und dotterfreie Zellen (runde und platte) neben einander figurieren, der „Formation des Lecithodermrandes" und der „Formation der Zellen im Dotter" nicht zu gedenken, er-

scheint uns kaum geeignet, um für den Leser die Übersichtlichkeit zu erhöhen. Um so weniger, wenn wir erfahren, dass alle diese Dinge sich auf zwei fertige Zellformen und deren Vorstufen beziehen; und wenn wir annehmen müssen, dass auch diese zwei fertigen Zellformen wieder genetisch gleichwertig sind.

Wir selbst halten uns bis jetzt noch zu der Annahme von der einheitlichen Natur der parablastischen Zellen berechtigt, weil durch die Beobachtungen von Strahl der Nachweis erbracht ist, dass:

1. der Keim von Lacerta sich bereits gegen Ende der Furchung spaltet in einen oberen Teil, der später die drei Keimblätter bildet, und in einen unteren, dessen zellige Elemente unter dem späteren Entoblast also demgemäss innerhalb des Dottersackes zu liegen kommen;
2. in jeder Entwickelungszeit Zellen frei innerhalb des Dottersackes liegend gefunden werden, und man aus den bisherigen Beobachtungen keinen Grund zu der Annahme hat, dass etwa die zuerst aus der Keimscheibe im engeren Sinne ausgeschiedenen parablastischen Zellen zu Grunde gingen und durch andere ersetzt würden.

Wir sind aber selbstverständlich jeder Belehrung zugängig, die wir durch neue einwandfreie Beobachtungen erfahren. Und wir würden es z. B. für die weitere Förderung der Frage nach Herkunft und Bedeutung und namentlich Einheitlichkeit der parablastischen Zellen besonders freudig begrüssen, wenn sich fernerhin Genaueres über den Verbleib der Spermatozoiden ermitteln liesse, welche, wie die Untersuchungen von Rückert und Oppel gelehrt haben, ausser dem zur Befruchtung gebrauchten in das meroblastische Ei eindringen, und deren Abkömmlinge man in dem Dottersack nachweisen zu können geglaubt hat. Bis dahin ist aber doch unsere Kenntnis von dem ferneren Schicksal dieser Samenfäden noch so gering, dass dieselbe noch nicht ausreicht, um die älteren Beobachtungen zu

modifizieren, noch weniger für Feststellung einer neuen Terminologie bis jetzt verwendbar wäre.

Die Schilderung, welche Strahl seiner Zeit von der Entstehung der parablastischen Zellen gegeben hat, findet neuerdings übrigens auch eine Bestätigung durch die Beobachtungen, welche Mehnert (Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria taurica, Morpholog. Arbeiten von Schwalbe Bd. I H. 3) über den gleichen Entwickelungsvorgang bei Emys lutaria taurica gemacht hat, er verläuft hier ebenso, wie es Strahl für Lacerta geschildert hat. In der Annahme allerdings, dass die parablastischen Zellen bereits in früher Zeit zerfallen sollen und als Nährmaterial aufgebraucht werden, vermögen wir, wie aus unserer Darstellung hervorgeht, Mehnert nicht zu folgen.

Wie oben geschildert, sieht man bei Eröffnung der Bauchhöhle von kleinen Eidechschen, dass der Dottersack mit einem am oberen Teil der Blase festsitzenden Zapfen verbunden ist. Diese Verbindung ist in erster Zeit breit, zieht sich aber späterhin in einen feinen Faden aus.

Wir haben von dem am wenigst weit entwickelten Exemplar, bei welchem Dottersack und Blasenzapfen breit mit einander verbunden waren, eine Serie von Querschnitten angefertigt, von welcher die obersten Schnitte den Dottersack, die unteren den Blasenzapfen treffen, und geben in Fig. 3 eine Abbildung eines der Durchschnitte, welche durch die Mitte des Dottersackes gefallen sind. Die Schnitte erinnern in vieler Beziehung sehr an diejenigen, welche seiner Zeit Strahl als die ältesten der damals für ihn verfügbaren beschrieben hatte.

Der Dottersack zeigt bei wohl erhaltenem Lumen die auch von Virchow bestätigte eigentümliche Form seiner Wandung, eine obere niedere und eine untere sehr stark gefaltete. Beide bestehen aus einer dicken bindegewebigen Aussenschicht mit Blutgefässen durchsetzt, die wohlerhaltene Blutkörper zeigen (bei der verhältnismässig schwach vergrösserten Figur nicht sichtbar).

Die starke Bindegewebslage wird von einem Epithel überzogen, das an der dünnen Seite des Dottersackes sehr niedrig und abgeplattet erscheint, an der stärkeren Hälfte aus grossen blasenförmigen Zellen besteht. Diese besitzen einen grossen vielfach wohl unter dem Einfluss des Reagens etwas eckig gewordenen Kern; wir möchten jedoch für diesen nicht ausschliessen, dass es sich bei der Formveränderung auch um Absterbeerscheinungen der Zellen resp. ihrer Kerne handeln könnte. Die sämtlichen Epithelien des Dottersackes, soweit sie nicht stark abgeplattet sind, sind mit Dotterkörnern in den verschiedensten Grössen entweder gefüllt oder zeigen Vakuolen, in denen solche vielleicht gelegen haben. Die gesamte dicke Hälfte der Wand besteht auf dem Durchschnitt aus Bindegewebsstreifen, welche von der Oberfläche gegen das Lumen reichen und als Stützen für die Epithelien dienen. Ob dieselben hier die Durchschnitte freier Blätter darstellen, oder ob diese Blätter mit einander verschmolzen sind, ist aus dem Schnittpräparat nicht sicher zu entscheiden, wir vermuten aber das erstere, weil, wie bereits den älteren Autoren bekannt und neuerdings von Virchow wieder hervorgehoben, in früheren Stadien die Wand des Dottersackes überhaupt aus Blättern besteht. Diese Blätter werden aber in den später folgenden Entwickelungsstadien wieder rückgebildet, und ob dieser Rückbildungsvorgang jetzt schon abläuft, vermögen wir nicht zu sagen, da wir von vorliegendem Entwickelungsstadium nur das eine Exemplar zur Verfügung hatten, und dasselbe für die frische Untersuchung nicht opfern wollten.

In dem Innern des Dottersackes liegt nun frei eine grosse Masse von Zellen, die meist sehr klein und rundlich, an einzelnen Stellen aber auch grösser sind. Die letzteren können mit grossen Dotterelementen gefüllt sein, die kleinen enthalten gelbe Körnchen in verschiedener Grösse, welche wir ihrem Aussehen nach ebenfalls für Dotterelemente halten müssen. Dazwischen kommen einige grössere rundliche Zellen vor, welche ihrem Aus-

sehen und namentlich der Form ihrer Kerne nach sehr wohl abgelöste Epithelien des Dottersackes sein können. Die gesamte Masse der kleinen Zellen, deren einzelne Elemente sich durch ihre Grösse, Form und weiterhin durch eine mehr oder minder grosse Körnelung unterscheiden, würden wir für parablastische Zellen verschiedener Grösse und Füllung halten und sie direkt den früher von Strahl beschriebenen anreihen. Eine Trennung in kleine und grosse, grobkörnige und feinkörnige, platte und runde, von denen jede Sorte durch einen besonderen Namen ausgezeichnet wird, erscheint uns aus den vorgeführten Gründen ohne irgend einen Vorteil. Die gleichen Zellen finden wir auch an unseren Durchschnitten in Gruppen vereinigt in Lücken vor, welche die Zellbalken der dicken Wandseite zwischen sich lassen und bilden solche bei *a* und *b* unserer Figur ab; wir nehmen an, dass es sich hier um Divertikel der Dottersackswand handelt, welche mit den genannten parablastischen Zellen angefüllt sind.

Verfolgt man die Durchschnitte der Serie in der Richtung gegen die Harnblase zu, so findet man alsbald, wie in der Mitte des dickeren Teiles der Dottersackswand ein stärkerer bindegewebiger von der Aussenseite gegen das Innere wie ein Keil vorspringender Zapfen auftritt. Dieser wird, je mehr man die Serie nach unten verfolgt, immer grösser, während das eigentliche Dottersacksgewebe mehr und mehr schwindet; schliesslich hört das letztere ganz auf, und damit ist man im Bereich des Harnblasenzapfens angelangt; derselbe ist also hier breit und flächenhaft mit dem Dottersack verbunden. Er besteht aus einer sehr kernreichen Bindesubstanz mit ziemlich reichlichen Gefässen und setzt sich nach unten direkt in das Bindegewebe der Blasenwand fort. In seinem oberen Ende liegen innerhalb des Bindegewebes einzelne dotterhaltige Zellen. Wir werden über solche unten weiter berichten.

Von den nächstfolgenden Stadien der Rückbildung stand uns eine ziemliche Anzahl zur Untersuchung zur Verfügung.

Dieselben zeigen, wenn man von einzelnen kleinen individuellen Verschiedenheiten absieht, auf dem Durchschnitt im allgemeinen ein Bild, wie wir es nach einem unserer Präparate in Fig. 4 wiedergegeben haben. Die Figur ist nach den mittleren Schnitten einer Serie von Längsschnitten gezeichnet, welche durch Dottersack, Blasenzapfen und Blase hindurch gelegt waren. Bei *D. S.* der Figur ist der Durchschnitt des Dottersackes wiedergegeben, *Z* ist der Blasenzapfen.

Was zunächst den Durchschnitt durch den Dottersack anbelangt, so zeigt derselbe gegen das oben beschriebene erste Entwickelungsstadium sehr beträchtliche Unterschiede.

Für die Beurteilung der Grössenverhältnisse wäre vorauszuschicken, dass Fig. 4 bei etwas schwächerer Vergrösserung gezeichnet werden musste als 3, um dieselbe bei ihrer sonst bedeutenden Ausdehnung nicht gar zu übermässig gross werden zu lassen. Immerhin ist der Durchschnitt des Dottersackes, auch bei gleicher Vergrösserung gezeichnet, nicht unerheblich kleiner.

Die Wand des Dottersackes besteht aus einer derben, festen Bindegewebsschicht und lässt auf den Durchschnitten, wenigstens in der Längsansicht, einen Unterschied dickerer oder dünnerer Wandteile nicht in der Weise wie Fig. 3 erkennen. Auch die Untersuchung frischer Objekte hat bei der Kleinheit derselben zu einem bestimmten Resultat nicht geführt. An den Durchschnitten vermissen wir auch von jetzt an eine ausgiebigere Blätterbildung an der Innenseite des Dottersackes, und finden abgesehen von einigen mehr oder minder grossen Nieschen im übrigen eine glatte Innenwand vor. Diese Wand besteht jetzt in ihrer ganzen Dicke fast nur aus Bindegewebe. Eine zusammenhängende Epithelauskleidung im Inneren vermögen wir nicht nachzuweisen. Dagegen ist an einzelnen Stellen der Epithelüberzug noch vorhanden. (In der schwach vergrösserten Figur nicht hervorgehoben.) Vielleicht sind auch einige gross-

kernige Zellen im Innern des Dottersackes als losgelöste Epithelien anzusehen. In der Wand selbst liegen zahlreiche Dotterpartikel in den verschiedensten Grössenverhältnissen verstreut. Wir finden dieselben von kleinsten eben noch gelblich erscheinenden Körnchen bis zu grossen deutlichen Dotterkugeln in allen Übergangsformen vor, und nehmen wegen der eigentümlichen Anordnung der Dotterelemente an, dass dieselben innerhalb von Zellen gelegen sind, mit deren Hilfe sie in die Dottersackswand hineingelangen; und diese Zellen können dann wohl wieder nur parablastische Zellen sein, die aus dem Hohlraum des Dottersackes nunmehr am Ende ihres Entwickelungsganges auswandern. Wir glauben zu dieser letzteren Annahme um so eher berechtigt zu sein, als wir weiterhin beobachten können, dass die Ansammlung von Dotterelementen sich nicht bloss in der Wand des Dottersackes befindet, sondern dass auch sowohl der Stiel des Dottersackes, durch welchen dieser an dem Mesenterium angeheftet erscheint, als auch der Blasenzapfen mit Dotterelementen reichlich angefüllt ist.

Die Fig. 4 zeigt, wie der Dottersack durch eine breite Brücke mit dem Blasenzapfen verbunden ist. In anderen Fällen ähnlicher Entwickelungsstadien finden wir einen langen und dünnen Faden, und in diesem ebenso wie in der Brücke der Figur liegen reichlichst dotterhaltige Zellen eingelagert. Ebenso sind dieselben in dem Blasenzapfen nachzuweisen, und zwar in einzelnen Fällen ausserordentlich viel, weit zahlreicher, als in demjenigen, welcher der Fig. 4 als Vorlage gedient hat, bisweilen in solcher Menge, dass der gesamte obere Teil des Zapfens auf dem Durchschnitt wie eine gelbe Fläche erscheint. Bemerkenswert wäre dabei, dass die Dotterpartikeln an dieser Stelle durchweg nur aus kleineren Körnern bestehen (Fig. 7a), und dass man Dotterkugeln normaler Grösse, wie man dieselben im Dottersack zu sehen gewohnt ist, hier nicht vorfindet. Wie erwähnt, liegen auch im Mesenterial-Stiel des Dottersackes und

zwar meist am reichlichsten in der Nähe des Sackes Dotterpartikel (Fig. 7b). Dieselben liegen ebenfalls innerhalb von Zellen in dem Bindegewebe der Wand und nicht in dem Lumen eines Dotterganges, von dessen Existenz überhaupt in dieser Zeit nicht viel nachzuweisen ist.

Wir können nur annehmen, dass der Dotter in den Blasenzapfenstiel, Blasenzapfen und in den Dottersacksstiel auf dem Wege der Verschleppung durch dotterhaltige Wanderzellen hingekommen ist.

In einzelnen Fällen mag diese Verschleppung noch weiter gehen, denn wir fanden einmal sogar in der Wand des Darmes nahe am Ansatz des Dottersacksstieles eine Anzahl kleiner gelber Flecke eingesprengt, und bei frischer Untersuchung der betreffenden Stelle zeigte sich, dass die gelbe Farbe durch das Vorhandensein von Zellen bedingt war, welche mit gelben Kugeln vollgepfropft erschienen, die sich im mikroskopischen Bilde in nichts von Dotterelementen unterschieden.

Das Lumen des kleinen linsenförmigen Dottersackes ist auch jetzt noch angefüllt mit rundlichen Zellen von verschiedener Grösse, namentlich auch mit verschiedentlich grossem Kern, und in den Zellen findet man ebenfalls Dotter in den verschiedensten Formen vor. Die Zellen selbst sind zu Gruppen angeordnet in der Weise, wie es Fig. 4 wiedergiebt.

Bemerkenswert ist, dass auch vereinzelt mehrkernige Zellen beobachtet werden, die wir in einzelnen älteren Stadien besonders reichlich finden.

Die Untersuchung der parablastischen Zellen im frischen Zustand, welche wir mehrfach vornahmen, zeigt ein Bild, das dem des Durchschnittes ganz ausserordentlich ähnlich sieht: Runde oder ovale Zellen mit häufig nur schwer sichtbarem Kern und einem Inhalt an Dotterpartikeln, welche sich von denjenigen früherer Entwickelungszeit durch ihre tief goldgelbe Farbe unter-

scheiden. In einigen Fällen konnten wir an den frischen Zellen amöboide Bewegungen feststellen.

Ehe wir zur Darstellung der nächstfolgenden Entwickelungsstadien übergehen, sei noch eines eigentümlichen Präparates Erwähnung gethan, das wir mit einer Schnittserie durch einen Dottersack gewonnen, und das möglicherweise ein Zwischenstadium zwischen den beiden eben beschriebenen darstellt. Es handelte sich um einen Dottersack, der makroskopisch durch seine ziemlich bedeutende Grösse auffiel, so dass wir erwarteten, einen an den in Fig. 3 abgebildeten Zustand anschliessenden zu bekommen. Statt dessen fanden wir einen Dottersack mit einer ganz dünnen Wand und grossem Lumen ohne jede Spur von Blätterbildung im Inneren vor.

Wenn es sich hierbei um einen regelmässig vorkommenden Entwickelungszustand handelt, dann liesse sich für denselben vielleicht die Erklärung dahin abgeben, dass es zuerst zu einer Entfaltung der Blätter des Dottersackes und dann zu einer Schrumpfung oder einer Art Kontraktion der Dottersackswand kommt; so wäre der Übergang der Stadien von Fig. 3 zu denen der Fig. 4 gegeben.

Die Veränderungen der nächstfolgenden Entwickelungszeit bestehen nun zunächst darin, dass der Stiel zwischen Dottersack und Blasenzapfen einreisst und rückgebildet wird. Den Durchschnitt eines Dottersackes, welcher noch mit dem Blasenzapfen zusammenhing, von dem man aber seiner Grösse nach annehmen durfte, dass er unmittelbar vor der Loslösung stand, giebt Fig. 5 wieder. Dieser Dottersack war in gleicher Weise quer geschnitten wie der jüngere, der in Fig. 3 abgebildet ist, und ist ausserdem bei gleicher Vergrösserung gezeichnet, sodass eine direkte Vergleichung der beiden Formen ermöglicht ist.

Die Figur zeigt auch hier nur eine bindegewebige Wand mit jedenfalls relativ geringem Dickenunterschied der einzelnen

Wandabschnitte, und in der Wand noch dottergefüllte Zellen, auf derselben geringe Epithelreste (gegenüber a), zeigt ferner ein schmales spaltförmiges Lumen und dieses vollgepfropft mit den gleichen teils kleineren, teils grösseren rundlichen dotterhaltigen Zellen, wie wir dieselben in vorigen Entwickelungsstadien sahen. Einzelne von diesen, wie solche an der rechten Seite der Figur gezeichnet sind, machen sich durch die auffallende Grösse ihrer Kerne bemerkbar, welche ausserdem auch in ihrer Form den Kernen der früheren Epithelzellen nicht unähnlich sind. Wir können demnach ebenso wie für das frühere Stadium die Möglichkeit nicht ausschliessen, dass es sich hier um abgelöste Epithelien handelt.

Nach Ablösung des Dottersackes vom Blasenzapfen geht der Dottersack einer weiteren Rückbildung entgegen. Das letzte Stadium, das wir fanden, haben wir, wie oben bereits erwähnt, in Fig. 2 abgebildet. Dieselbe stellt, bei gleicher Vergrösserung wie Fig. 1 gezeichnet, eine Darmschlinge mit anhaftendem Mesenterium dar und an diesem ansitzend die kleine Kugel des Dottersackes. Dieselbe ist mit dem Mesenterium durch einen ganz kurzen Stiel verbunden, der sehr stark pigmentiert ist und gegen das Mesenterium in zwei Schenkel ausläuft. Der Dottersack selbst zeigt makroskopisch auf der vorderen Seite kaum Pigment und ebenso erscheint der Darm und der ganze viscerale Teil des Peritoneums unpigmentiert.

Was den feineren Bau des in Fig. 2 abgebildeten Dottersackes anlangt, so stimmt derselbe in vielen Punkten mit der in Fig. 5 abgebildeten Entwickelungsstufe überein, und würde diesen in verkleinertem Massstab darstellen (Fig. 8). Ob der Inhalt auch noch der gleiche war, vermögen wir leider nicht zu sagen, da das Paraffin im Innern des Dottersackes beim Schneiden bröckelte und uns so eine sichere Bestimmung unmöglich machte.

Spärlich genug müsste, wie man aus dem sehr kleinen Lumen entnehmen kann, der Inhalt schon gewesen sein. Erwähnenswert wäre, dass in dem Bindegewebe der Dottersackswand wir jetzt dotterhaltige Zellen ganz vermissen, statt dessen aber namentlich an der dem Mesenterium zugekehrten Wand reichlich Pigment eingelagert sehen.

Ausserdem wäre auf die Bildung von vielkernigen Protoplasmamassen aufmerksam zu machen, die man nicht nur in der Begrenzungsschicht des Lumens, sondern auch in den Randbezirken der Wand beobachtet.

In dem Stiel des Dottersackes finden wir auf das reichlichste sternförmige Pigmentzellen, und da wir diesen selben Stiel vorher mit Dotter angefüllt finden und andererseits in der Umgebung desselben nirgends Pigmentzellen sehen, welche auf eine Einwanderung von Pigment in den Dottersacksstiel von aussen her schliessen liessen, so dürfte für die Erklärung dieser Erscheinung der Gedanke wohl am nächsten liegen, dass das Pigment des Stieles den dotterhaltigen Zellen seinen Ursprung verdankt. Auf gleiche Weise könnte auch das Pigment in der Dottersackswand entstanden sein. Die Möglichkeit, dass eine derartige Umwandlung statt hat, lässt sich nicht nur nicht von der Hand weisen, sondern gewinnt auch noch dadurch an Wahrscheinlichkeit, dass man auch an einer anderen Stelle sich sehr zahlreich Pigment entwickeln sieht, an welcher früher dotterhaltige Zellen gelegen waren; es ist dies der Blasenzapfen, an dessen nach dem Dottersack zu gelegenen Spitze sich bereits in verhältnismässig früher Zeit mehr oder minder grosse Pigmentschollen entwickeln, in ähnlicher Weise, wie dies die Fig. 6 von einem ausgewachsenen Tier wiedergiebt. Es ist dabei zu bemerken, dass wir fast ausnahmslos das Pigment in der Kuppe des Blasenzapfens fanden, eine Stelle, an welcher man auch die Hauptansammlung der dotterhaltigen Zellen beobachtet. Der unterste Teil des Blasenzapfens, welcher mit dem stark pigmen-

tierten parietalen Peritonealblatt zusammenhängt, bleibt von Pigment frei. Auch hier steht demgemäss der Annahme nichts entgegen, dass das Pigment an Ort und Stelle entstanden sei und nicht etwa von weiter her in den Zapfen eingewandert ist.

Besonders ein Umstand ist es ausserdem, der für die direkte Umwandlung der Dotterkugeln in Pigment spricht, das sind die eigentümlichen Farbenveränderungen, die man bei der Rückbildung an den Dotterkugeln innerhalb der dotterhaltigen Zellen vor sich gehen sieht. Während in frühester Zeit die Dotterkugeln ganz blassgelblich erscheinen, bemerkt man, dass mit zunehmender Rückbildung und Verkleinerung der Dotterpartikeln innerhalb der Zellen deren Färbung von Fall zu Fall dunkler wird. Sie geht in orange und dann vielfach in ein ganz dunkeles Braun über, das man als Vorstufe einer dunkleren Pigmentierung auffassen kann.

Der Dottersack wird dann weiterhin resorbiert; bei einem Teil unserer Eidechschen fanden wir denselben nicht mehr vor. Der Blasenzapfen dagegen hält sich ganz ausserordentlich lange; wir haben denselben nicht nur bei allen jugendlichen Eidechschen mit einer einzigen Ausnahme gefunden, sondern konnten auch bei einigen vollkommen ausgewachsenen Tieren denselben noch nachweisen. Bei sechs ausgewachsenen Eidechsen, welche wir Ende Herbst 1892 noch lebend bekamen und zu untersuchen Gelegenheit gehabt haben, fanden wir, wie schon oben gesagt, in vier Fällen seine Reste noch vor, in den beiden anderen suchten wir allerdings vergeblich. Gleich bei dem ersten Tiere, das wir eröffneten, sahen wir den Zapfen in fast gleicher Lage, wie bei den jungen Eidechsen als einen kleinen tief schwarzen Körper auf dem Scheitel der Blase sitzen, in einem zweiten war er durch einen längeren Stiel mit der Blase verbunden.

In Fig. 6 geben wir die Abbildung eines Längsschnittes durch die Mitte des Blasenzapfens von einem solchen Tier. Die

Figur enthält die Kuppe der Blase *B* mit Muskelwand und Epithel, auf dieser aufsitzend den Blasenzapfen, von dessen Basis sich nach oben das jetzt sehr stark pigmentierte Peritoneum fortsetzt. Blase und Zapfen sowie Peritoneum liegen einem starken Fettpolster *F* auf. Was die Struktur des Blasenzapfens anlangt, so besteht derselbe aus einer Bindesubstanz, die mit Gefässen reichlich durchsetzt ist, und nach unten ohne schärfere Grenze in die Muskulatur der Blase übergeht. Namentlich die Kuppe des Zapfens ist ausserordentlich stark pigmentiert, und ausserdem finden sich unter der Pigmentlage noch eine grosse Zahl von Zellen, welche mit feinem gelbem staubartigem Pigment angefüllt sind. Da wir nun gerade an dieser Stelle in früherer Zeit die stark dotterhaltigen Zellen fanden, so gehen wir wohl in der Annahme nicht fehl, dass wir es hier mit dem letzten Rest embryonaler Bestandteile in Gestalt von feinen kleinen Dotterpartikelchen zu thun haben. Es würde allerdings auffallend sein, dass Dotterelemente sich bis in diese sehr späte Zeit hinein erhalten können. Wir konnten übrigens bei dem Anfang November getöteten Tiere die Entstehung von gelbem staubförmigem Pigment aus den dotterhaltigen Zellen des Blasenzapfens beobachten, indem wir alle Übergangsstadien von ersterem zu letztern auffanden.

Wenn wir kurz die Ergebnisse unserer Untersuchungen zusammenfassen, so würden wir von den Rückbildungserscheinungen, welche man am Dottersack von Lacerta agilis beobachtet, etwa folgendes feststellen können:

1. Der Dottersack wird vor dem Ausschlüpfen der Tiere zu einer Zeit in die Bauchhöhle aufgenommen, in welcher er zwar bereits beträchtlich verkleinert erscheint, immerhin aber noch die Epithellage seiner Wand von dem bindegewebigen Aussenteil deutlich sich absetzen lässt, also wohl auch als durchaus in Funktion befind-

lich angesehen werden muss. Der Bau ist der gleiche — wenn man von den Grössenverhältnissen absieht — wie man ihn überhaupt in der zweiten Hälfte der Entwickelung findet.

Der Dottersack besitzt noch eine obere dünnere und eine untere geblätterte Wand, das Epithel der letzteren enthält sehr reichlich Dotter und in dem Innern des Säckchens liegen dottergefüllte parablastische Zellen. In diesem Zustand findet man den Dottersack noch bei ausgeschlüpften Tieren.

2. Der Dottersack ist nach seiner Aufnahme in die Bauchhöhle mit der Harnblase durch einen Strang verbunden, der an seinem distalen Ende ansitzt. Das proximale befestigt sich vermittelst eines Stieles am Mesenterium.

3. Die Rückbildung des Dottersackes nach dem Ausschlüpfen der Jungen geht derart vor sich, dass zunächst unter steter Verkleinerung des Sackes die Blätter der unteren Dottersackswand schwinden, dessen Wände also überall fast gleich stark werden.

4. Das Epithel des Dottersackes geht zu Grunde, seine Wandung besteht nur noch aus Bindegewebe. Im Dottergang ist ebenfalls sehr bald die Epithelschicht nicht mehr bestimmbar.

5. Die innerhalb des Dottersackes belegenen dotterbeladenen parablastischen Zellen verlassen den Dottersack, indem sie zuerst in die Wand des Sackes eindringen und dann ein Teil derselben entlang dem Dottersacksstiel auswandert, ein anderer sich in den Harnblasenzapfen des Dottersackes begiebt.

6. Ein Teil der ausgewanderten dottergefüllten parablastischen Zellen wird vermutlich in Pigmentzellen umgewandelt.

7. Der Zellstrang zwischen Dottersack und Harnblasenzapfen geht verloren und alsdann verkürzt sich der Mesenterialstiel des Dottersackes ziemlich rasch. Die weitere Verkleinerung des Dottersackes führt dann bald zum völligen Verschwinden desselben.
8. Der Harnblasenzapfen erhält sich nicht nur erheblich viel länger, sondern kann sogar bei völlig ausgewachsenen Tieren als kleiner Blasenanhang gefunden werden und alsdann noch Reste des Dotters in seinen Zellen erkennen lassen.

Figuren-Erklärung der Tafel XXIX/XXX.

Die Figuren sind sämmtlich von Herrn Professor Strahl, dem ich das Material und die Anleitung zu vorstehender Arbeit verdanke, mit der Camera nach den Präparaten entworfen und gezeichnet.

Für alle Figuren gelten die gleichen Bezeichnungen:

D S = Dottersack,
D St = Dottersacksstiel,
Z = Blasenzapfen,
B = Blase,
P = Peritoneum,
F = Fett.

Figur 1. Ansicht der Bauchhöhle eines Eidechschen von ungefähr 75 mm Körperlänge nach Hinwegnahme der Bauchwand von vornher gesehen, die Darmschlingen auseinander gezogen.

Die Figur zeigt die vordere Wand der Harnblase zum grösseren Teil von Pigment bedeckt, nur in der Kuppe pigmentfrei. An der Blase sitzt der in seiner oberen Hälfte gelb pigmentierte Zapfen, mit welchem der Dottersack durch einen schmalen Strang verbunden ist. Der Dottersack selbst ist wieder durch einen langen Faden an dem Mesenterium der vorgezogenen Darmschlinge befestigt, an deren Gefässen dieser schliesslich ohne scharfe Grenze ausläuft.

Figur 2. Ein Stück Darmschlinge nebst Mesenterium einer kleinen Eidechse, die Anfang August gefangen und dann etwa $2^1/_2$ Monat im Terrarium gehalten war.

Da der Schwanz etwas defekt war, konnte nur die Länge von der Schnauzenspitze bis zur Kloakenöffnung mit 30 mm bestimmt werden.

Am Mesenterium ist der kleine Dottersack durch einen kurzen stark pigmentierten gegabelten Stiel befestigt.

Letztes uns vorliegendes Entwickelungsstadium des Dottersackes.

Vergrösserung dieselbe wie Fig. 1, etwa 5 : 1.

Figur 3. Durchschnitt durch einen Dottersack eines eben ausgeschlüpften Jungen von Lacerta agilis, ganz Anfang August gefangen.

Die Dottersackswand auf der einen Seite stark, auf der anderen dünn, noch epithelhaltig. Im Innern liegen die runden zum Teil dottergefüllten parablastischen Zellen, welche sich auch in Nieschen der breiten Dottersackswand finden z. B. gegenüber *a* und *b*.

Vergrösserung: Leitz Okul. I. Obj. 4. Körperl. kaum 70 mm.

Figur 4. Längsschnitt durch den weiter in Rückbildung begriffenen Dottersack und den Blasenzapfen.

Die Wand vielfach mit dotterhaltigen ausgewanderten parablastischen Zellen durchsetzt, welche sich auch in dem Bindegewebe des Blasenzapfens finden.

Das Tierchen war am 25. August gefangen und kaum grösser als das, von dem Fig. 3 stammt.

Vergrösserung: Leitz Okul. I. Obj. 3.

Figur 5. Querschnitt durch einen in weiterer Rückbildung begriffenen Dottersack bei gleicher Vergrösserung gezeichnet wie Figur 3.

Das spaltförmige Dottersackslumen ist mit dotterhaltigen Zellen gefüllt. Die vier grösseren an der rechten Seite gelegenen sind möglicherweise losgelöste Dottersackepithelien.

Körperlänge des Tieres 70 mm.

Figur 6. Längsschnitt durch die Kuppe der Blase einer ausgewachsenen Eidechse mit anhängendem Blasenzapfen, der ausser einer stark schwarzen Pigmentierung seiner Spitze in seiner Mitte reichlich gelbes Pigment zeigt, welches der Entstehung nach wohl auf Dotterkugeln zurückgeführt werden kann.

Vergrösserung: Leitz Okul. I. Obj. 3.

Figur 7. a) Stärker vergrösserte in den Blasenzapfen ausgewanderte dotterhaltige parablastische Zellen, aus dem in Fig. 4 abgebildeten Blasenzapfen.

Vergrösserung: Leitz Okul. I. Obj. 7.

b) Schnitt durch den Dottersack, Übergang in den Dottersacksstiel. Ebenfalls stärkere Vergrösserung.

In dem Lumen des Dottersackes dotterhaltige parablastische Zellen, Auswanderung derselben in die Wand des Dottersackes und in den Mesenterial-Stiel desselben.

Vergrösserung: Leitz Okul. I. Obj. 5.

Figur 8. Querschnitt durch die Mitte des in Fig. 2 abgebildeten Dottersackes. Letztes Stadium der Rückbildung bei gleicher Vergrösserung gezeichnet wie Fig. 3 und 5.

Der Durchschnitt stellt einen bindegewebigen Ring dar, in dessen das Lumen begrenzenden Schicht und Aussenwand Protoplasmamassen mit vielen Kernen (Riesenzellen ähnlich) eingelagert sind, ausserdem finden sich einige Schollen schwarzen Pigments in Mitten der Wand und der Oberfläche vor.

C. W. Kreidel's Verlag in Wiesbaden.

Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon

in den Jahren 1884 bis 1886

von

Dr. Paul Sarasin und **Dr. Fritz Sarasin.**

Band I, Heft I: **Ueber das Auge und das Integument der Diadematiden,** mit drei Tafeln. — **Ueber zwei parasitische Schnecken,** mit 2 Tafeln. *Preis 14 Mark.*

Heft II: **Aus der Entwickelungsgeschichte der Helix Waltoni, Reeve. — Knospenbildung bei Linckia Multifora, Lamarck.** Mit 4 Tafeln. *Preis 14 Mark.*

Heft III: **Ueber die Anatomie der Echinothuriden und die Phylogenie der Echinodermen.** Mit 8 Tafeln. *Preis 18 Mark.*

Band II, Heft I: **Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus** (Epicrium glutinosum aut.). — I. Ei, Brutpflege, Entwickelung der äusseren Körperform und vergleichende Bemerkungen. Mit 5 Tafeln. *Preis 14 Mark.*

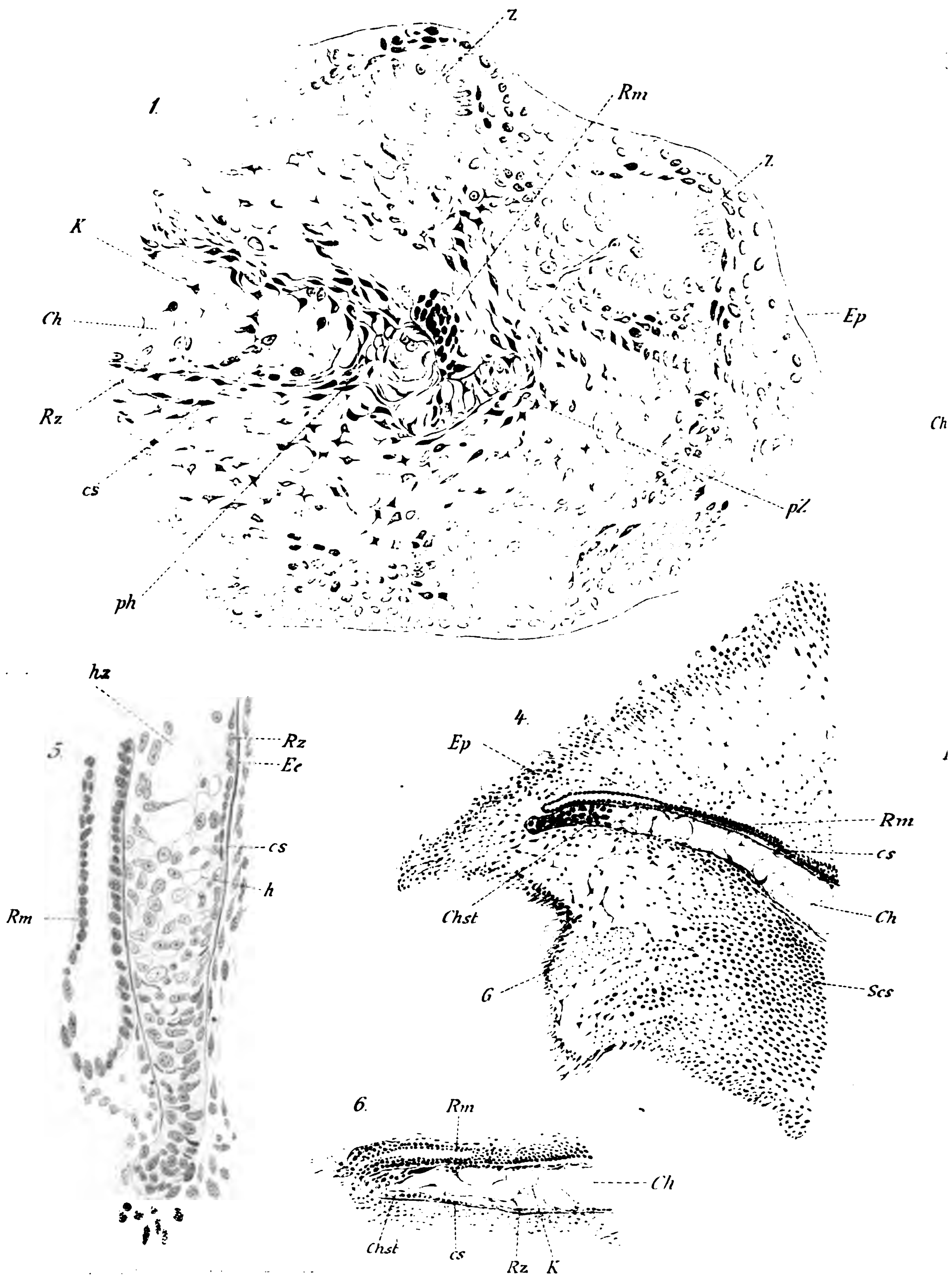
Heft II: Dasselbe. — II. Die Seitenorgane der Larve; Die letzten Endigungen der Blutcapillaren in den Intercellularräumen der Epidermis; Becherzellen und Cuticularborsten; Körperringel und Schuppen; Bau und Entwickelung der Cutisdrüsen. Mit 6 Tafeln. *Preis 14 Mark.*

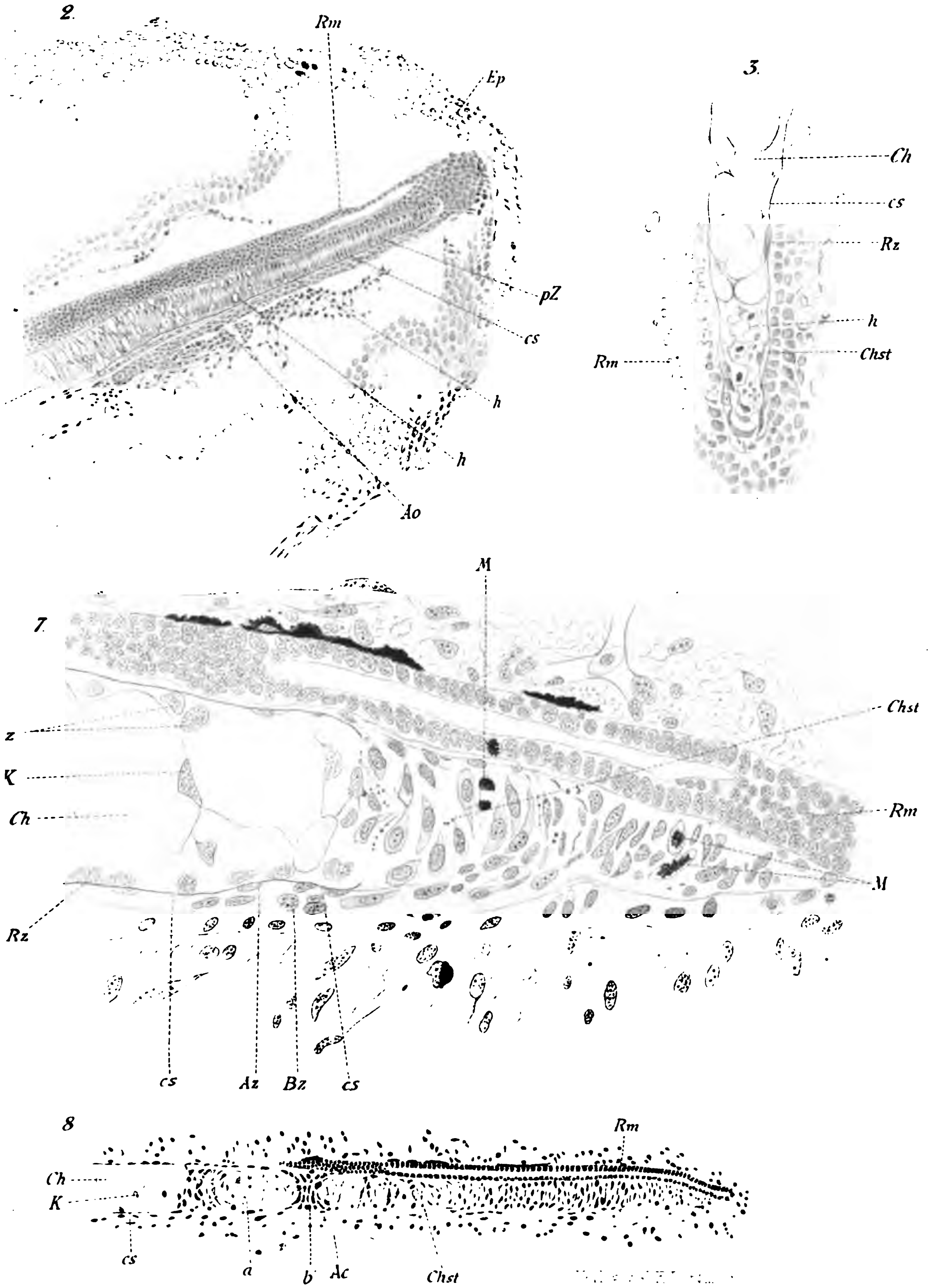
Heft III: Dasselbe. — III. Das Schicksal des Dotters; Ueber die Homologie der Keimblätter im Thierreiche auf Grund des Satzes, dass die beiden Keimschichten der Gastrula nicht dem Ektoderm und Entoderm, sondern dem Blastoderm und Dotter der Vertebraten entsprechen; Der Enddarm der Embryonen. Mit 3 Tafeln. *Preis 10 Mark.*

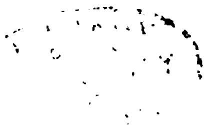
Heft IV: Dasselbe. — IV. Der Schädel; Nase, Jacobson'sches Organ und Thränennasengang; Der Tentakel; Das Gehörorgan; Eine Notiz über das Gehirn von Ichthyophis; Drüsen der Mundhöhle; Bemerkungen über das Gefässsystem; Kiemenkorb, Zunge, äussere Kiemen, Kiemenspalten, Die Spermatozoen; Schlussbemerkungen; Nachtrag; Verzeichniss der Original-Litteratur über die Caeciliiden. Mit 10 Tafeln. *Preis 22 Mark.*

Band III: **Die Weddas von Ceylon und die sie umgebenden Völkerschaften.** Ein Versuch die in der Phylogenie des Menschen ruhenden Räthsel der Lösung näher zu bringen.

Ausführliches über Band III siehe nächste Seite.


1.
z
Rm
z
K
Ch
Ep
Rz
Ch
cs
pl
ph
hz
5.
Rz
Ec
cs
h
Rm
4.
Ep
Rm
cs
Chst
Ch
G
Scs
6.
Rm
Ch
Chst
cs
Rz
K


2.
Rm
Ep
pZ
cs
h
h
Ao
3.
Ch
cs
Rz
h
Chst
Rm
7.
M
Chst
z
K
Ch
Rm
M
Rz
cs
Az
Bz
cs
8
Rm
Ch
K
cs
a
b
Ac
Chst



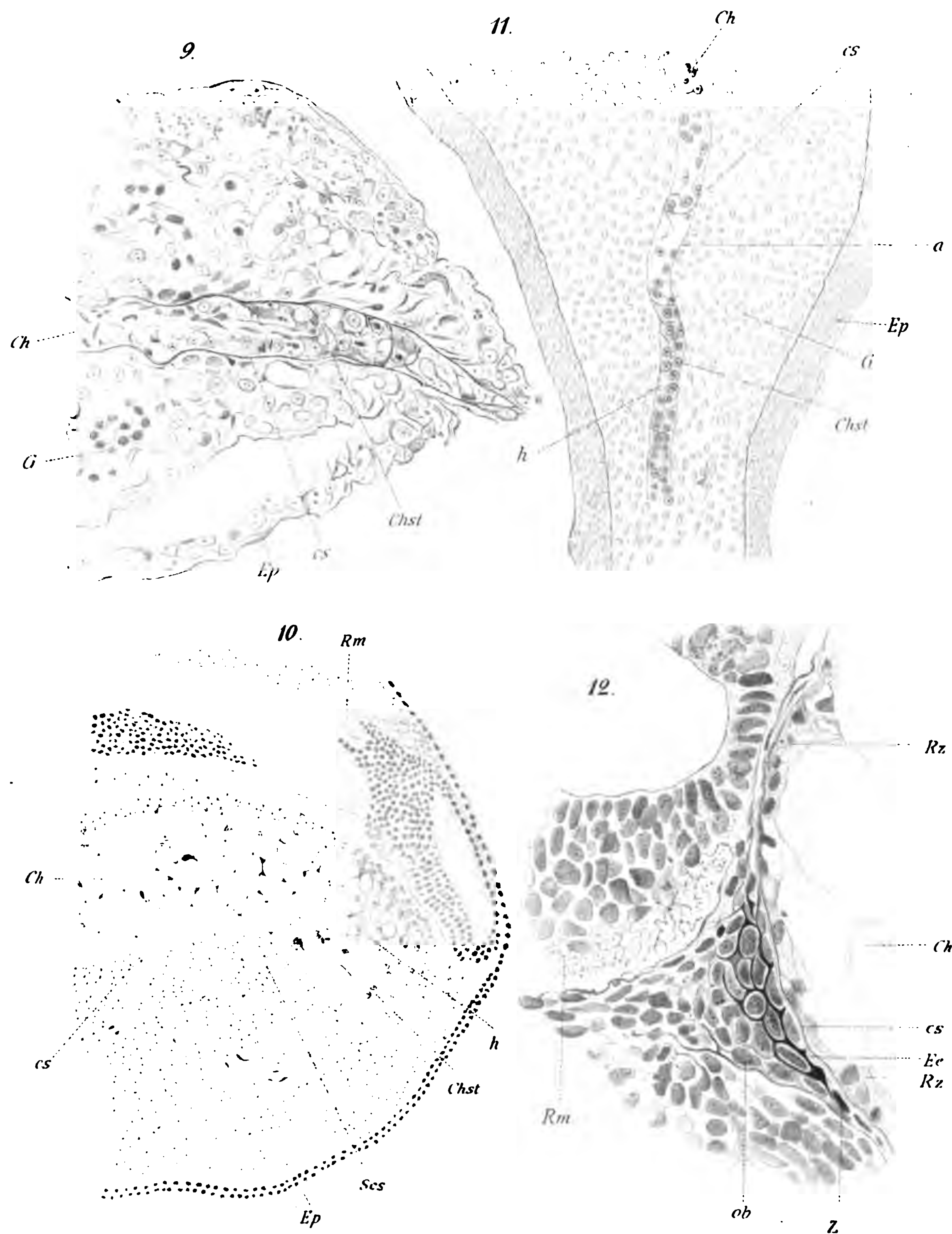
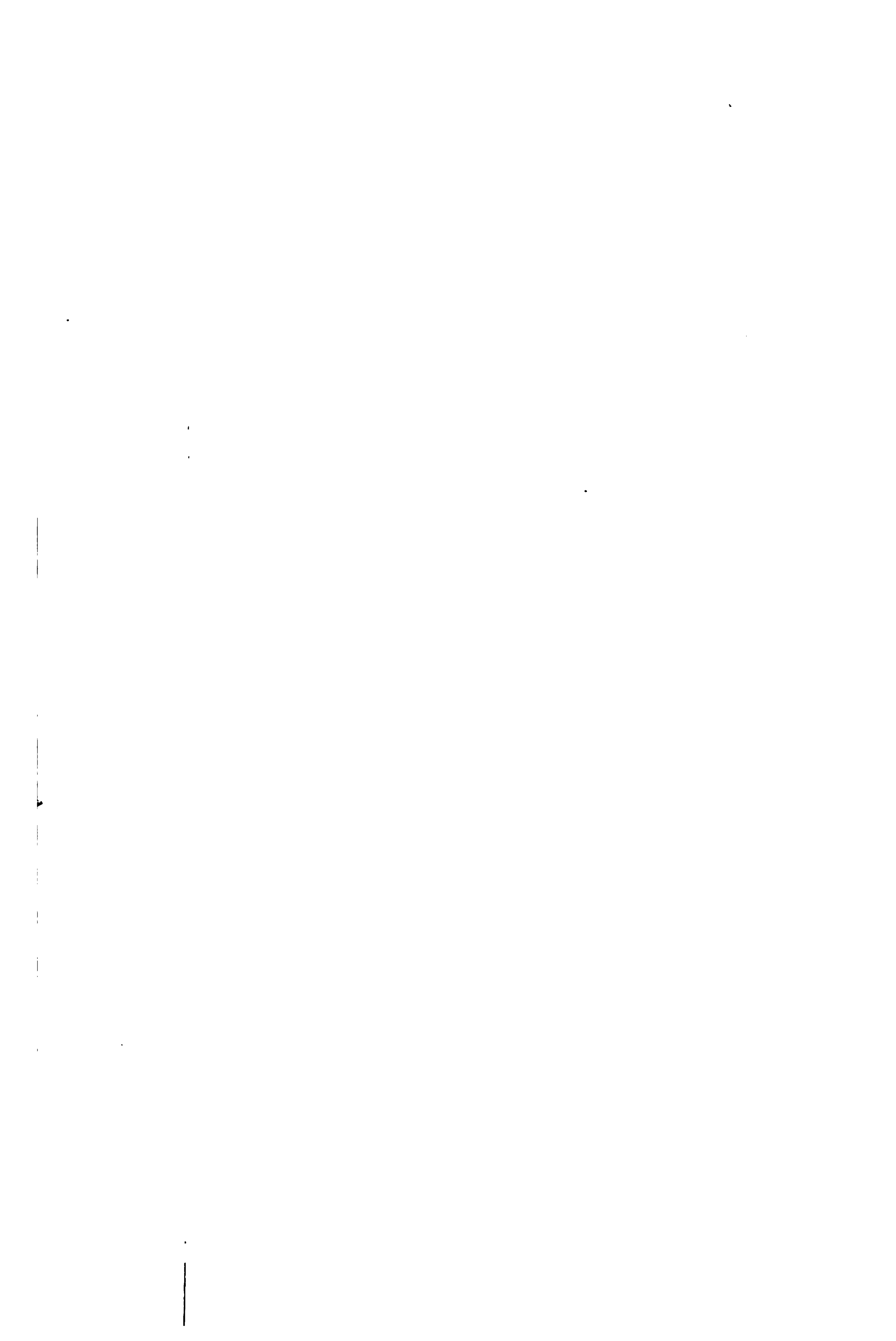


Fig. 9.12 Ed. Jakobsohn, Fig. 10, 11 V. Schmidt



Femu

Trochanter maior

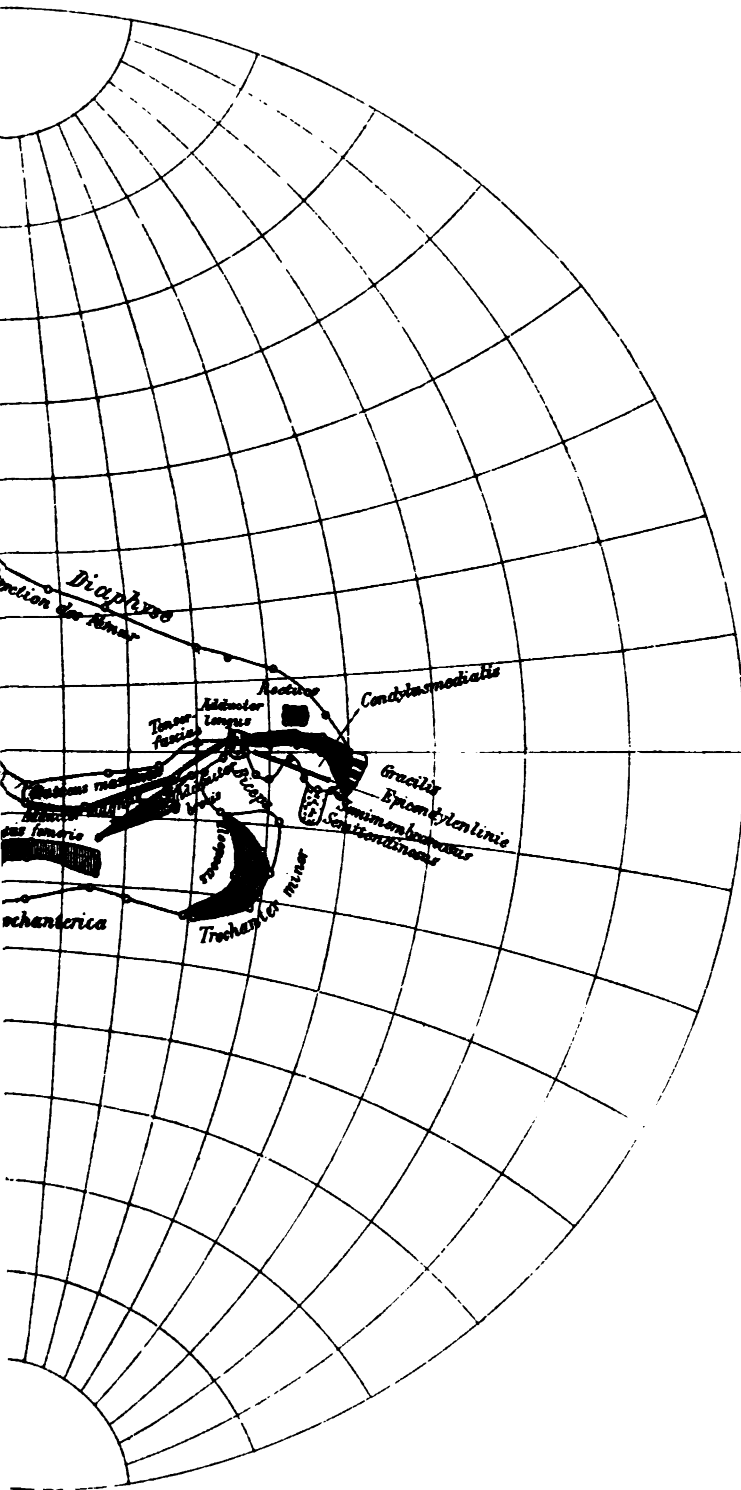
Obturator internus

Gluteus minimus

Obturator externus

Linea

Kgl. Universitäts-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

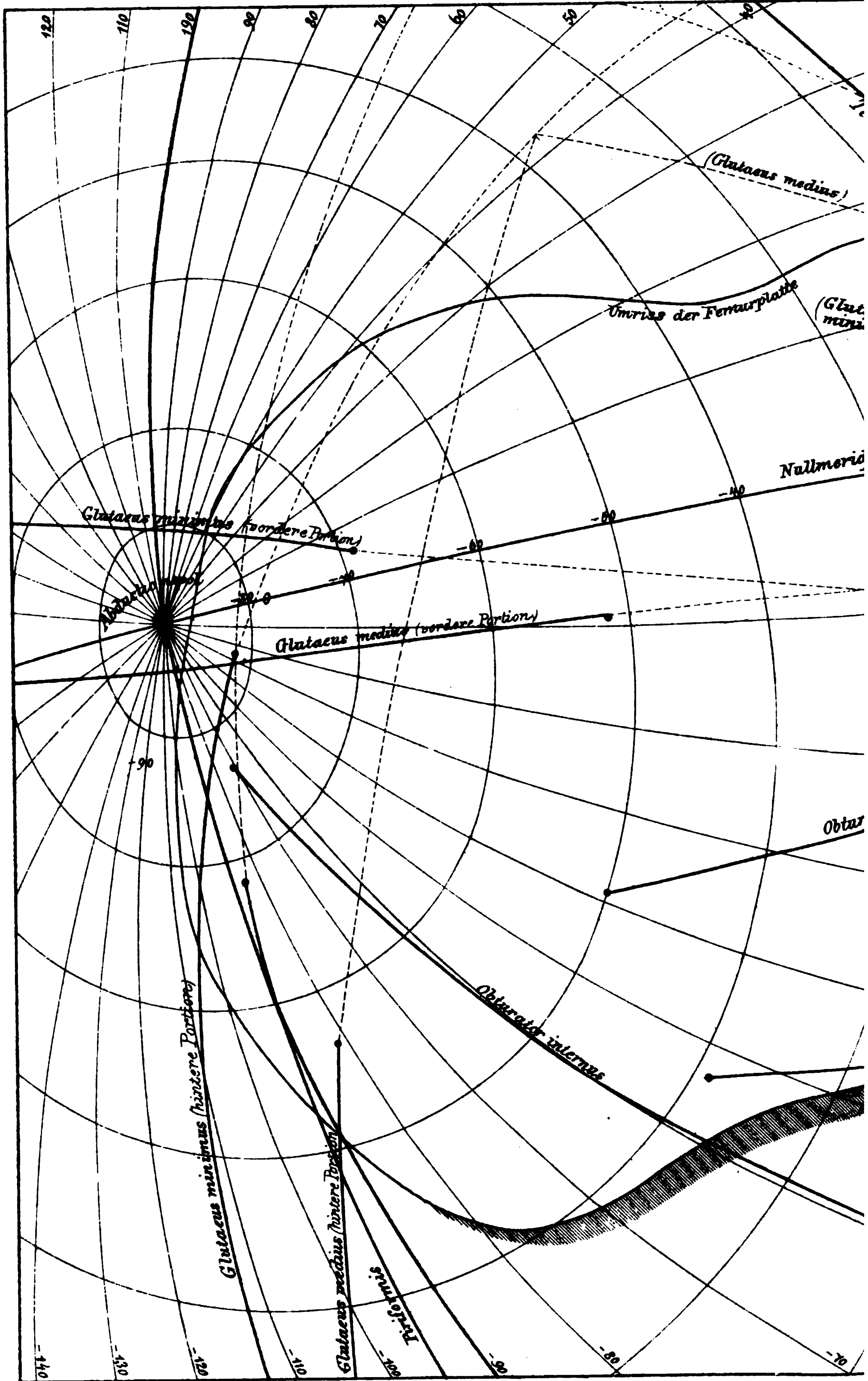


Verlag von J F Bergmann, Wiesbaden

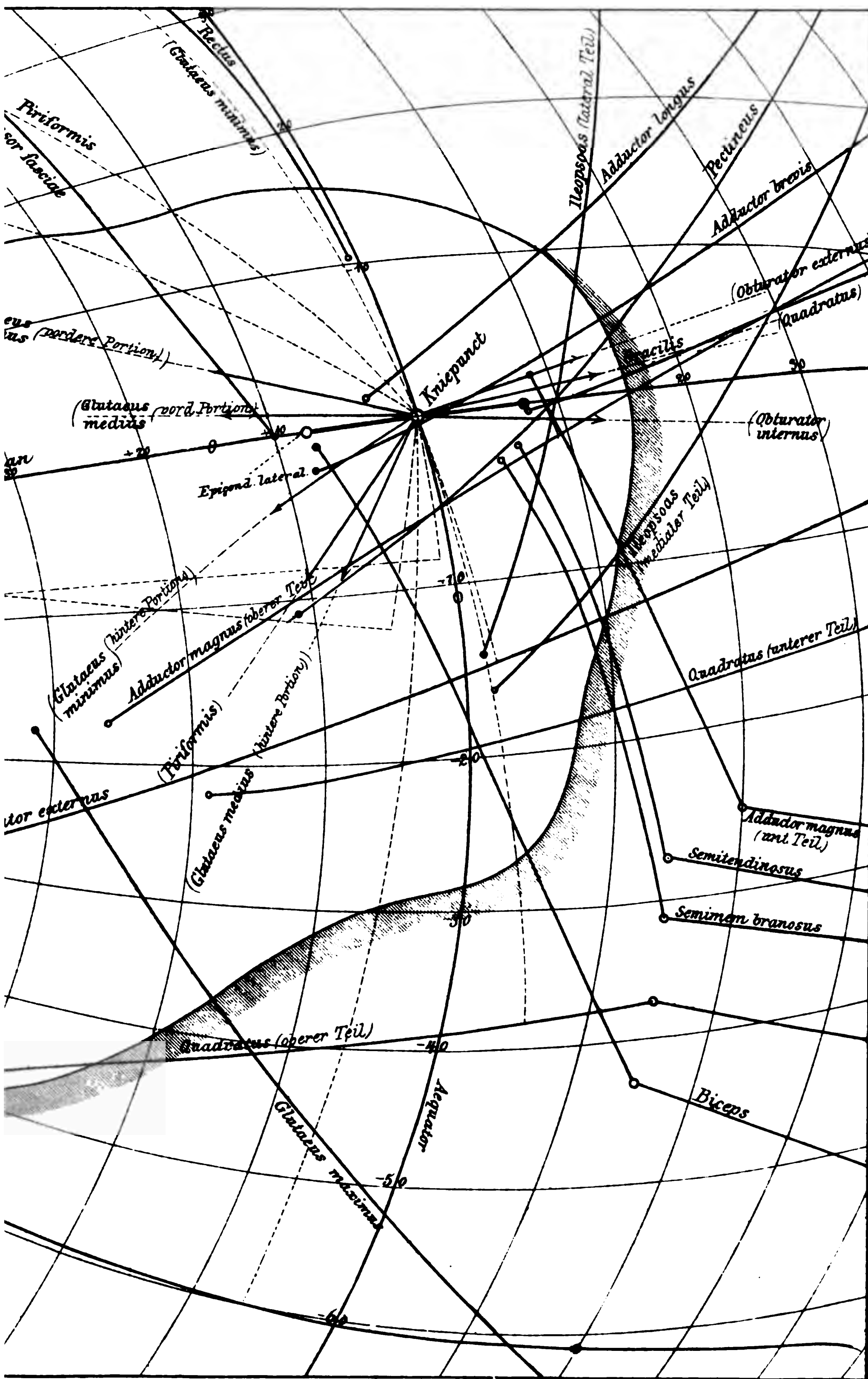


Photogr. Lichtdruckanstalt von M. Gemoser in München. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

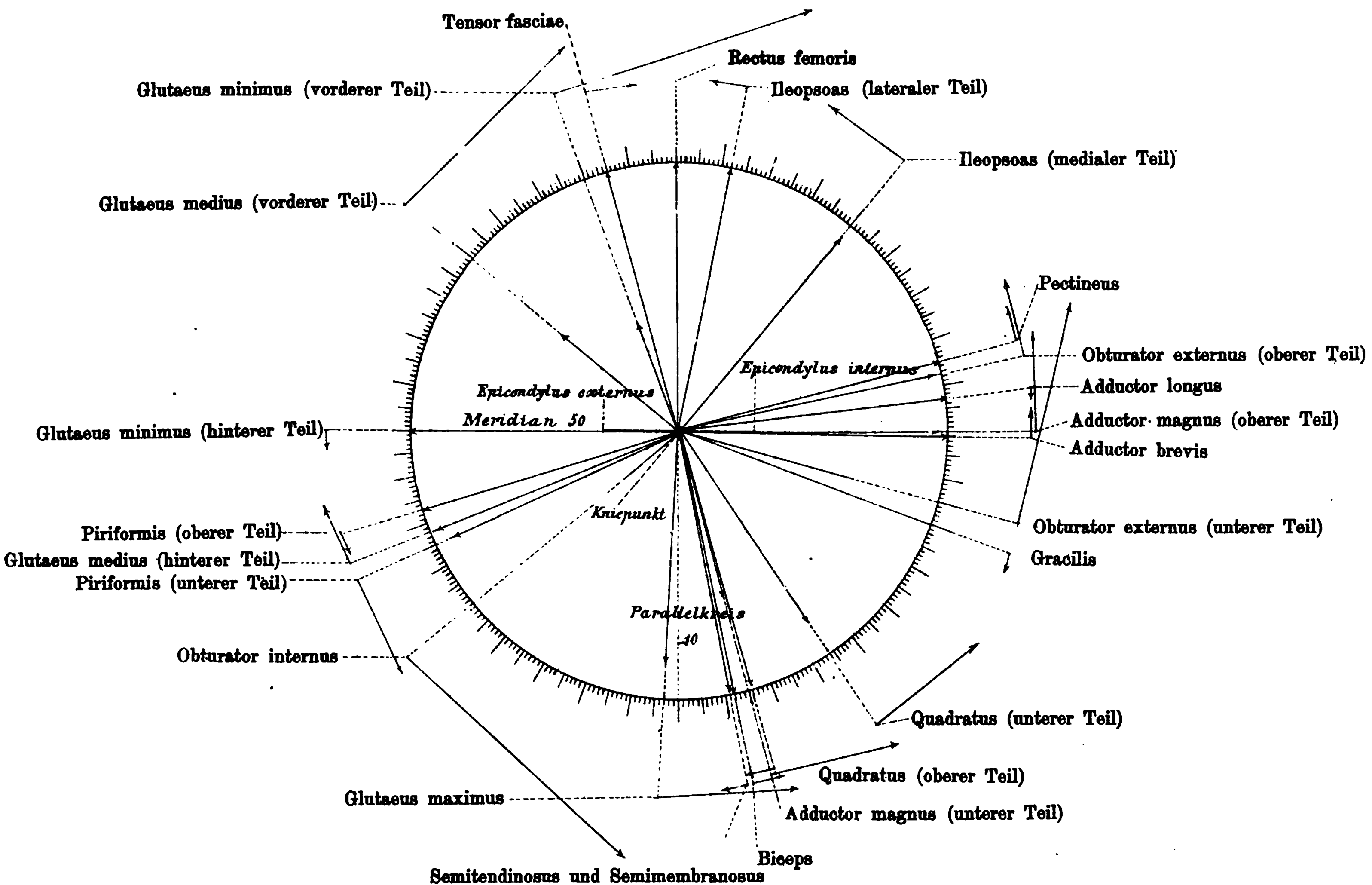

UNIVERSITY



Kgl. Universitäts Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg

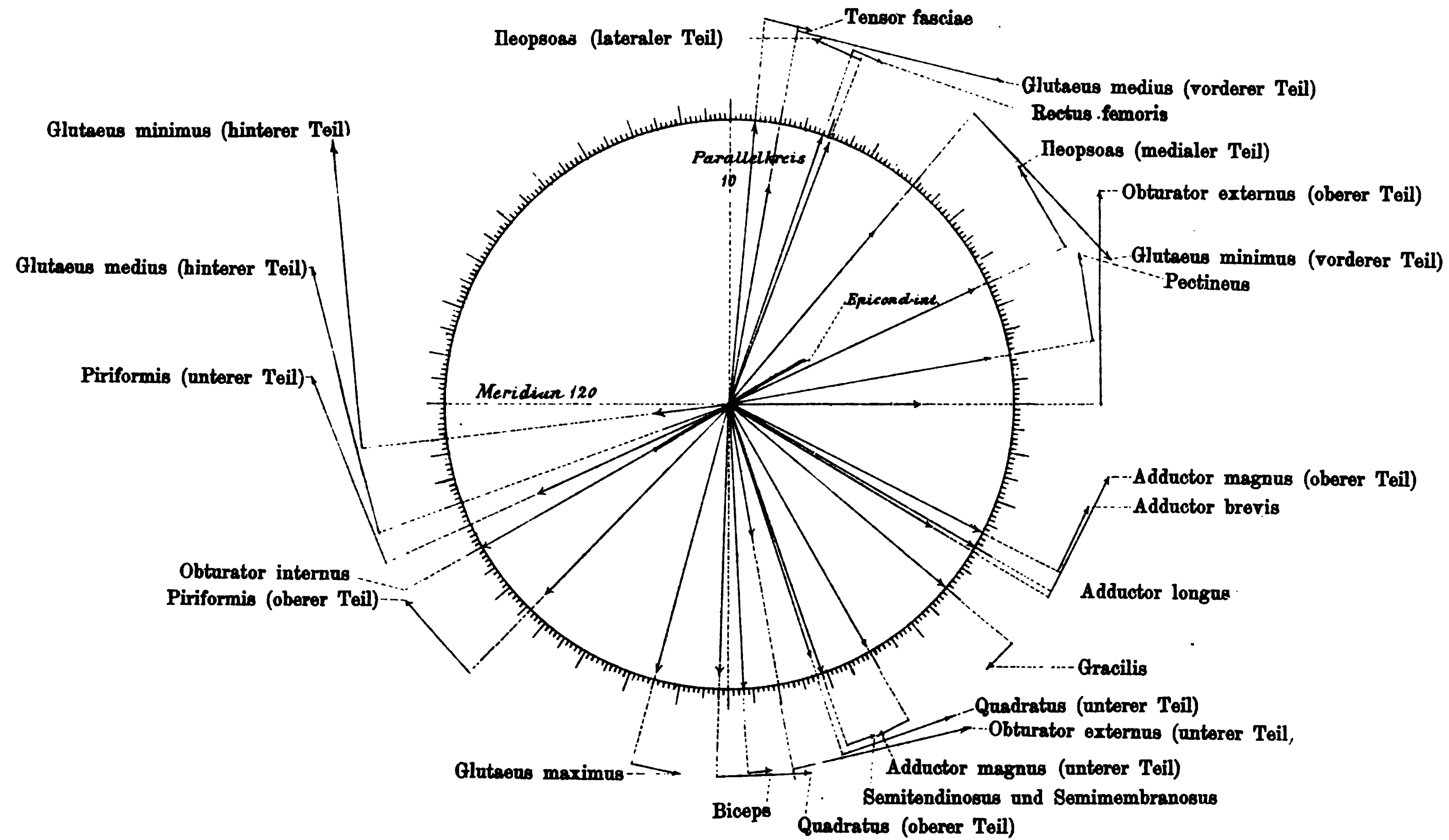


Verlag von J.F. Bergmann, Wiesbaden.



II. Mittelstellung.

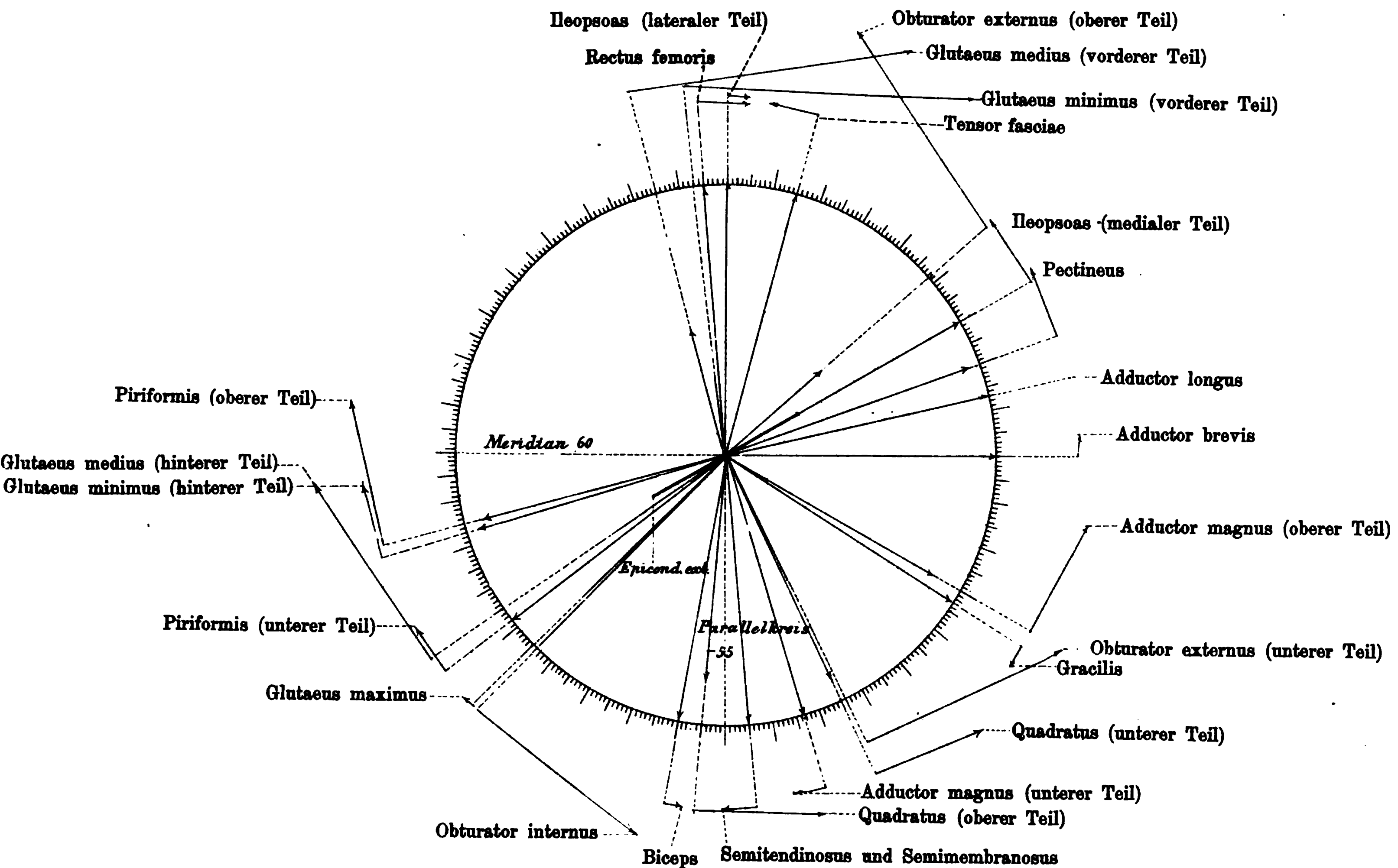
Kgl. Universitäts-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg
Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.



III. Extreme Flexionsstellung.

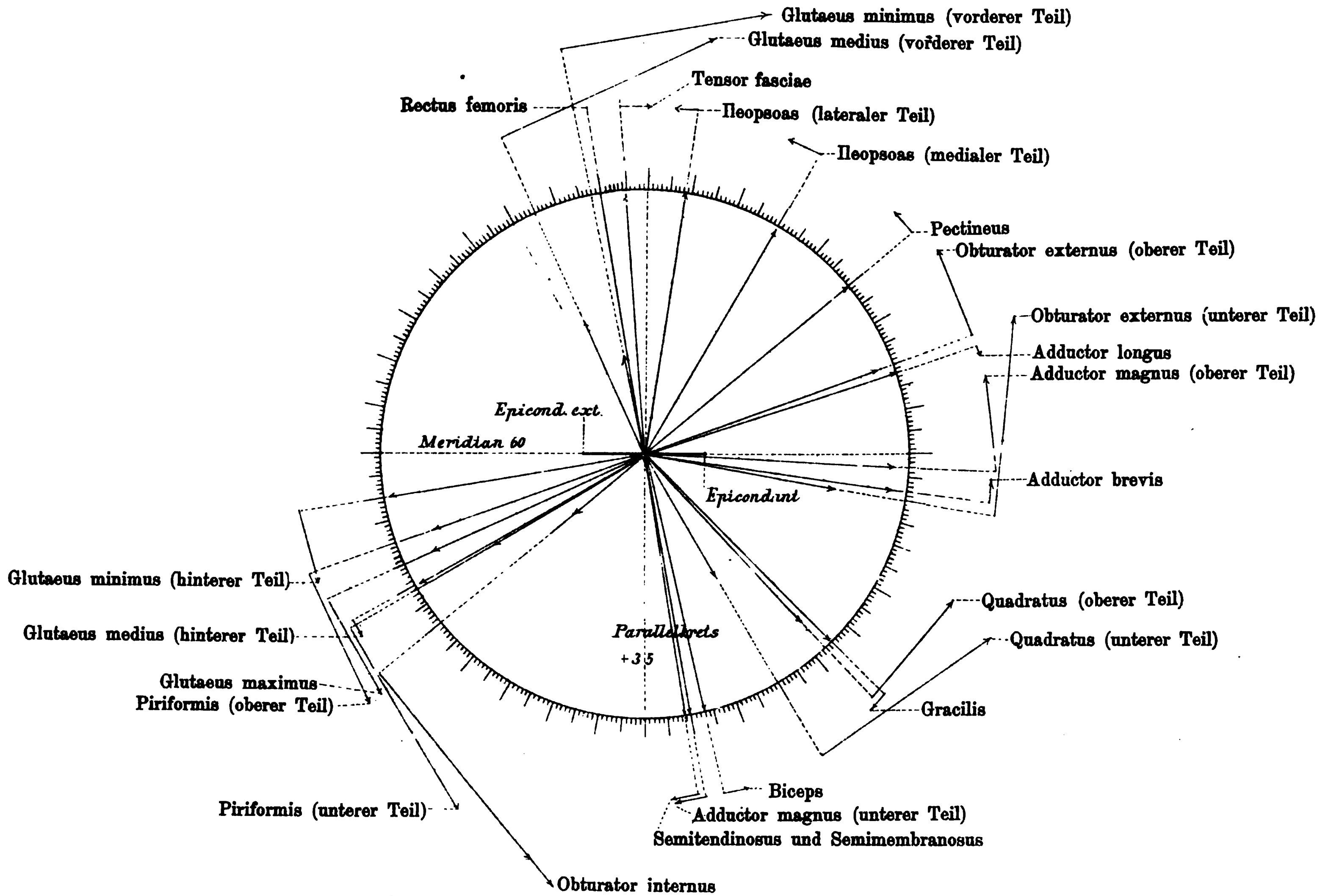
Kgl. Universitäts-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.



IV. Extreme Abductionsstellung.

Kgl. Universitäts-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.



Kg' Universitäts-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg

V. Extreme Adductionsstellung.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 5.

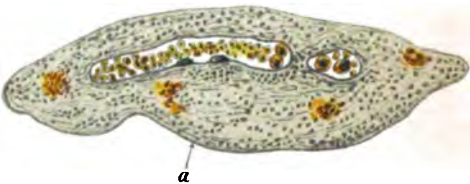


Fig. 3.



Fig. 7a.



Taf. XXIX/XXX

Fig. 4.



Fig. 6.

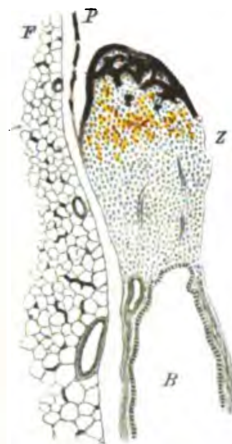


Fig. 7 b.

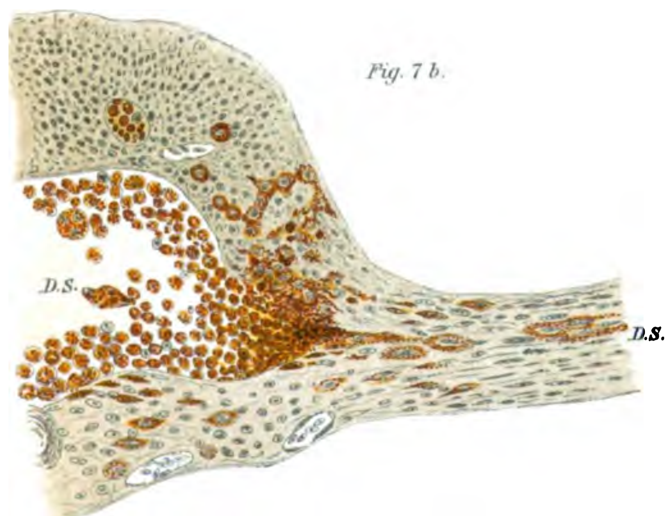


Fig. 8.



INHALT.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

